ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
8
АВГУСТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 72 (1987) № 8

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrischvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Бова и Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 13.05.87. Подписано к печати 11.08.87. М-17255. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.
Усл. кр.-отт. 14.45. Уч.-изд. л. 16.61. Тираж 2251. Тип. зак. 1569.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.572.2 : 581.8 : 581.47 : 581.47

Г. Г. Оганезова

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НЕКОТОРЫХ СПОРНЫХ ДЛЯ *ASPHODELOIDEAE* (*LILIACEAE*) РОДОВ ПО ДАННЫМ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЛОДОВ И СЕМЯН

G. G. OGANEZOVA. SYSTEMATIC POSITION OF SOME GENERA DISPUTABLE FOR *ASPHODELOIDEAE* (*LILIACEAE*) BASED ON THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THEIR FRUITS AND SEEDS

Проведено сравнение анатомии плодов и семян спорных родов асфоделовых — *Hosta*, *Dianella*, *Phormium*, *Xanthorrhoea*, *Aphyllanthes*, *Odontostomum* — с таковыми представителей семейств *Agavaceae* и *Dracaenaceae*. Установлена естественность объема сем. *Agavaceae* в составе родов *Agave*, *Yucca*, *Hosta* и некоторых других и сем. *Dracaenaceae* в составе родов *Astelia*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Nolina*, *Dasylirion*, *Sanseveria*. Признаны отдельные семейства — *Phormiaceae*, *Xanthorrhoeaceae*, *Aphyllanthaceae*. Подтверждается значительная обособленность *Odontostomum* от остальных изученных родов. Обосновывается близость *Agavaceae* к собственно асфоделовым, луковым, сцилловым, а *Dracaenaceae* к спаржевым. Отмечена связь структуры семени с ареалами родов.

Необходимость настоящего исследования стала очевидной после обработки материала по структуре плодов и семян представителей *Asphodeloideae* sensu Engler (Engler, Prantl, 1888). Необычная в сравнении с остальными исследованными лилейными (Оганезова, 1980, 1981, 1982, 1984а, б, 1986) гетерогенность этой группы по изучаемым признакам позволила согласиться с сокращением ее объема, как это предлагается рядом систематиков. Наиболее естественным оказался объем асфоделовых, принятый А. Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 1980), т. е. ограниченный трибами *Asphodeleae* (вместе с *Anthericinae*) и *Aloineae*, с исключением из их состава родов *Bowiea*, *Chlorogalum* и некоторых других. Однако систематическое положение исключенных родов, в том числе *Dianella*, *Hosta* и других, осталось неясным. Их отклонение от асфоделовых настолько очевидно, что большинство современных исследователей исключают эти роды из состава собственно *Asphodeloideae* (или *Asphodelaceae*); причем разными авторами намечаются для них новые группы родства, среди которых агавовые, драценовые, амариллисовые, спаржевые. Для выяснения возможных направлений сравнительно-анатомических исследований мы сделали попытку проанализировать решение этого вопроса современными систематиками.

K. Krause (1930) и H. Melchior (1964) в своих системах лилейных в основном следуют A. Engler (Engler, Prantl, 1888), только род *Xanthorrhoea* и близкие роды, а также *Agave* вместе с *Yucca*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Nolina* и другими родами выделяются ими в самостоятельные семейства. J. Hutchinson (1934, 1973) выделил из состава собственно асфоделовых в отдельные группы роды *Xanthorrhoea*, *Aphyllanthes*, *Kniphofia*, *Hemerocallis* (вместе с *Hosta*), *Aloë* (с *Haworthia*, *Gasteria* и др.), *Dianella* (вместе с *Stypandra* и др.). Объем сем. *Agavaceae*, по Hutchinson, сходен с таковым у Krause (1930) и Melchior (1964). H. Huber (1969) строил свою систему однодольных по признакам структуры семян. Он наметил среди лилейных новые группы родства. Так, например, в собственно асфоделовых он, кроме *Asphodelaceae* и *Anthericaceae*, сохраняет *Aphyllanthaceae* и включает *Ixiolirion* из амариллисовых. В отдельные семейства и группы родства выделяются роды *Phormium*, *Xanthorrhoea*; *Dianella* вместе с *Stypandra* входят в общую группу родства с родом *Astelia* из драценовых. Роды же *Dracaena*,

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1987 г.

Nolina, *Dasylirion*, обычно рассматриваемые среди близких к *Agavaceae*, у Huber сближаются со спаржевыми и рассматриваются в одной группе с *Sansevieria*, *Aspidistra* и собственно *Asparagaceae*. Объем сем. *Agavaceae*, образующего отдельную группу родства, сокращается до триб *Agaveae* и *Yucceae*; *Hemerocallis* в качестве отдельного семейства входит в группу родства амариллисовых.

В системе Тахтаджяна (Takhtajan, 1980) собственно асфоделовые (подпорядок *Asphodeleineae*) образованы, кроме *Asphodelaceae*, также семействами *Xanthorrhoeaceae*, *Aphyllanthaceae* и *Hanguanaceae*; *Hemerocallidaceae* (*Hemerocallis*), *Amaryllidaceae* (включая *Ixiolirion*), *Phormiaceae* (включая *Dianella*, *Stypandra*, *Phormium*) и *Agavaceae* (включая *Yucceae*, *Hosta* и исключая *Dracaenaceae*) образуют с *Alliaceae*, *Alstromeriaceae*, *Liliaceae* и другими семействами подпорядок *Liliinae*; *Dracaenaceae* (включая *Astelia*, *Nolina*, *Sansevieria*) вместе с *Asparagaceae* образуют подпорядок *Asparagineae*.

В системе R. Dahlgren и H. Clifford (1982) группы родства лилейных значительно отличаются от таковых, намеченных Huber (1969) и Takhtajan (1980). По их системе, в порядок *Asparagales* в качестве отдельных семейств входят все интересующие нас роды. Они выделили семейства *Dracaenaceae* (*Nolina*, *Dracaena*, *Sansevieria*, *Dasylirion* и др.), *Phormiaceae* (*Phormium*), *Xanthorrhoeaceae*, *Agavaceae* (*Agave*, *Hesperaloë*, *Yucca* и др.), *Asphodelaceae* (подсемейства *Asphodeloideae*, *Anthericoideae*, включая *Ixiolirion*), *Asteliaceae* (*Astelia*, *Cordyline* и др.), *Aphyllanthaceae*, *Dianellaceae* (*Dianella*), *Tecophylaceae*, *Hemerocallidaceae* (*Hemerocallis*), *Hostaceae* (*Hosta*, *Hesperocallis*), *Hyacinthaceae*, *Alliaceae*, *Amaryllidaceae*. В издании «Семейства однодольных» в состав авторского коллектива вошел и P. F. Yeo (Dahlgren et al., 1985); в этой работе дана система лилейных, у которой при общем сходстве с первым вариантом есть некоторые отличия: выделены отдельные семейства *Nolinaceae* (*Nolina*, *Dasylirion*), *Ixioliriaceae* (*Ixiolirion*), *Anthericaceae*; роды *Dianella* и *Phormium* объединены в одно сем. *Dianellaceae*.

Объем журнальной статьи вынуждает нас ограничить круг сравниваемых родов. Ориентируясь на полученные данные по структуре плодов и семян, мы обсуждаем роды *Agave*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Hesperaloë*, *Yucca*, *Dasylirion*, *Hosta*, *Astelia*, *Odontostomum*, *Xanthorrhoea*, *Dianella*, *Phormium*, *Aphyllanthes*, *Nolina*, *Sansevieria*.

Плоды и семена широко распространенных в культуре родов *Agave*, *Dracaena*, *Hosta*, *Sansevieria*, *Cordyline* изучали в процессе развития. У остальных родов исследованы зрелые семена и плоды, присланные по Delectus seminum. Применяли обычную методику анатомических исследований, а также специальную обработку жавелевой водой (Оганезова, 1985).

Существует ряд исследований по систематике интересующих нас родов и надродовых таксонов, в которых использованы такие современные методы исследования, как биохимические, палинологические и др. Так, например, на основе исследований эмбриологическими и цитологическими методами установлена близость родов *Agave* и *Yucca* (McKelvey, Sax, 1933; Sató, 1935) или отмечается различие в эмбриологии *Hemerocallis*, *Hosta* от остальных *Asphodeloideae* (Schnarf, Wunderlich, 1939; Wunderlich, 1950), и, наоборот, сходство между родами *Stypandra* и *Dianella* (Rajn, 1957; Cave, 1975), *Dianella* и *Phormium* (Rajn, 1957). Последний автор считал род *Phormium* связующим звеном между подтрибами *Dianellinae* и трибой *Hemerocallidinae*, тогда как M. S. Cave (1975) отрицала подобную связь. N. Lakshmi (1979) наблюдал значительные отличия в эмбриологии видов *Sansevieria* от остальных членов сем. *Agavaceae*, к которому этот род относится по Hutchinson (1973). Некоторые данные по эмбриологии отдельных родов приводятся в работах A. R. Grove (1941), G. Davis (1966), E. M. Guedés (1973), В. А. Поддубной-Арнольди (1982), Г. А. Комар (1982, 1983). Особо следует отметить новейшую сводку «Сравнительная анатомия семян» (1985), в которой обобщены сведения по эмбриологии и сравнительной анатомии семян однодольных.

Результаты исследования

Род *Agave* L. Обширный род, около 300 его видов распространены от юга США до тропической Южной Америки.[1] Изучены *A. americana* L. — Оранжереи Института ботаники АН АрмССР, Ереван; *A. bracteosa* S. Wats. ex Engelm. — Берлин, Далем. Всего 2 образца.[2]

Подробные данные о видах рода, их морфологии, биологии и практическом значении приводятся в монографии A. Berger (1915). По данным Т. С. Матвеевой (1980), у агав наблюдается корреляция между уровнем плоидности и размерами растений. Мелкие диплоиды характерны только для Центральной Мексики, тогда как ареал более мощных полиплоидов гораздо шире.

Завязь 3-гнездная с развитыми септальными нектарниками. На поперечном срезе нектарники длинные, извилистые. Судя по клеточному содержимому, в секреции, кроме железистого эпителия, участвуют еще 3—4 подстилающих слоя клеток. Эпидерма стенки завязи составлена изодиаметрическими клетками с незначительным утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой; основная паренхима из $\sim$50 слоев довольно крупноклеточной ткани с небольшими межклетниками (самые внутренние 2—3 слоя отличаются от остальных тангентально вытянутыми клетками); в массе паренхимы развиваются многочисленные проводящие пучки и идиобласты с крупными призматическими кристаллами и рафидами. Плод-коробочка. В процессе созревания ткани завязи претерпевают обычные для плодов такого типа утолщения клеточных стенок эпидермы, разрастания основной паренхимы (первые 12—14 слоев, остальные сминаются, вытягиваясь в тангентальном направлении), а в конце развития — частичного разрушения паренхимы, ссыхания всех тканей плода.

Семязачатки анатропные с обтуратором, двумя интегументами, крассинуцеллятные. Плацентация центрально-угловая — обычный для лилейных в широком смысле тип. Наружный интегумент составлен 9—10 слоями, среди которых небольшими размерами и большей плотностью клеток выделяется наружная и внутренняя эпидерма. Основная паренхима более крупноклеточная, рыхлая. Внутренний интегумент, как и у большинства лилейных (Netolitzky, 1926), 2-слойный. Его клетки мелкие, прямоугольные, тангентально вытянутые. В процессе созревания семени происходит накопление меланинов в производном наружного интегумента — тесте (Corner, 1976), которая разрастается по ребрам уплощенного семени, образуя крыловидные придатки — приспособление к анемохории (*A. americana*). Зрелые семена черные, плоские, очертания их неправильно-треугольные, с выраженными ребрами. Теста составлена приблизительно 10 слоями клеток. Это число резко увеличивается в ребрах, но здесь часть клеток разрушается с образованием полостей. В одном из ребер сохраняются остатки проводящего пучка. Экзотеста из прямоугольных, тангентально вытянутых клеток с развитым слоистым утолщением наружной клеточной стенки. Меланины откладываются как в клеточной стенке, так и в клеточной полости. Мезотеста из крупных клеток с большими межклетниками, с клеточными стенками, пропитанными дубильными веществами. Самые внутренние 2—3 слоя мезотесты более мелкоклетные, тангентально вытянутые; эндотеста из изодиаметрических клеток. Внутренний интегумент — тегмен (Corner, 1976) — сохраняется в виде слоя узких, смятых мелких клеток. Кутикулы тонкие. Обычно в зрелых семенах сохраняются остатки нуцеллуса. Запасающая ткань составлена тонкостенными клетками эндосперма (рис. 1, *A*).

A. bracteosa при сходной структуре зрелого семени отличается от полиплоидного *A. americana* меньшим числом слоев тесты (4), что, возможно, является проявлением корреляции между числом хромосом и габитусом агав.

Род *Hesperaloë* Engelm. Олиготипный род, 2 его вида распространены на юге США и в Мексике. Изучен *H. finifera* Trel. — ФРГ, Бонн. 1 образец. Зрелые семена черные, уплощенные, полукруглые. Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из прямоугольных, узких,

---

[1] Объем родов и данные по распространению, кроме особо оговоренных, приводятся по J. C. Willis (1966).

[2] Образцом мы называем совокупность (5—7) семян или плодов, собранных с одной особи или присланных по одному номеру Delectus seminum.

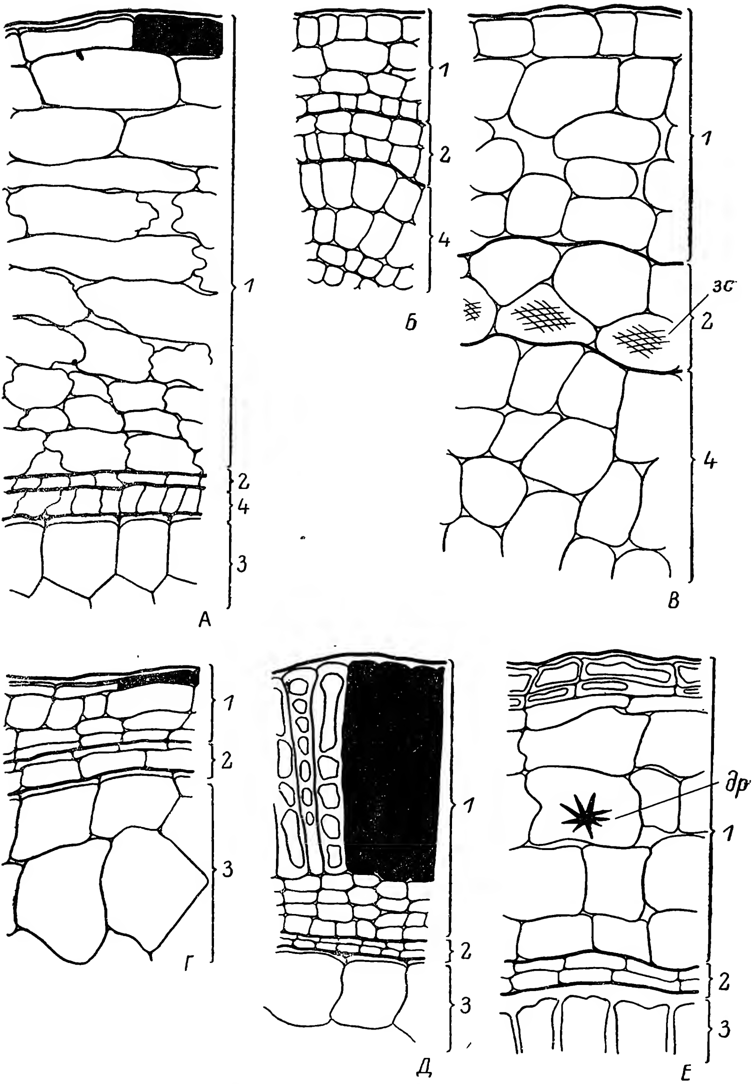


Рис. 1. Структура семязачатка (*Б*), дозревающей (*В*) и зрелой семенной кожуры (*А*, *Г—Е*) некоторых аберрантных асфоделовых и представителей близких к ним групп (×280).

А — *Agave americana*, *Б—Г* — *Hosta lancifolia*, *Д* — *Astelia fragrans*, *Е* — *Nolina bigelovii*. *1* — наружный интегумент (сплошная черная краска, которой частично закрашена экзотеста некоторых видов, показывает распределение меланина в спермодерме), *2* — внутренний интегумент, *3* — эндосперм, *4* — нуцеллус. *зс* — зернистое содержимое, *др* — друза оксалата кальция.

продольно ориентированных клеток, пропитанных меланином. Обработка жавелевой водой выявила незначительное утолщение клеточных стенок и наличие внутренних перегородок (септ). Субэпидермальный слой из крупных овальных клеток с утолщением наружной стенки, следующий — также крупноклеточный, четвертый — из более мелких клеток. Эндотеста представлена узкими, длинными, часто сжатыми клетками. Сохраняются оба слоя тегмена. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, составлен тонкостенными клетками.

Род *Yucca* L. Около 40 его видов встречаются на юге США, в Мексике и Центральной Америке. Изучены *Y. filamentosa* L. — УССР, Киев; *Y. elephantipes* Hort. ex Regel — Испания, Барселона; *Y. aloifolia* L. — Монако; Франция, Антиб; Испания, Барселона. 5 образцов. Кроме зрелых, в ряде случаев изучались невыполненные семена. Семена черные, уплощенные, в контуре треугольные, с заостренными или закругленными ребрами.

Экзотеста из прямоугольных, тангентально вытянутых клеток (иногда почти изодиаметрических) с утолщенной наружной стенкой, заполненных меланином.

Число слоев мезотесты варьирует от 4—5 до 13 или даже 27 (*Y. elephantipes*). Обычно несколько внутренних слоев выделяются своими крупными клетками, остальные мелкоклеточные и смятые. Эндотеста из мелких сжатых клеток. Хорошо различимы 2 слоя тегмена. Кутикулы тонкие. Клеточные стенки всех слоев спермодермы окрашены в коричневый цвет. У *Y. aloifolia* и *Y. elephantipes* спермодерма образует впячивания, способствуя формированию руминированного эндосперма. Последний составлен тонкостенными клетками, первый слой — из клеток с утолщенной наружной стенкой.

Род *Hosta* Tratt. Распространен в Китае и Японии. F. Maekawa (1940) в своей монографии приводит 31 вид (у Willis, 1966 — 10). Исходя из эндемизма видов рода *Hosta* для Восточной Азии и численности видов Maekawa считает Японию центром происхождения и эволюции рода. Т. С. Матвеева (1980) отмечает сложность номенклатуры видов рода, связанную с разным пониманием его объема (признанием или отрицанием самостоятельности рода *Funkia*). Изучены *H. elata* Hylander — Берлин, Далем; *H. fortunei* Bail. — Нидерланды, Неймеген; Австрия, Грац; *H. ventricosa* Stearn (=*Funkia ovata* Spreng.) — ФРГ, Эссен; Бельгия, Льеж; Великобритания, Данди; Австрия, Грац; УССР, Ужгород; *H. plantaginea* (Lam.) Aschers. — Болгария, София; Великобритания, Данди; УССР, Киев; Румыния, Яссы; *H. venusta* Maekawa — Великобритания, Данди; *H. sieboldiana* Engl. — Болгария, София; Великобритания, Данди; Ленинград; *H. albomarginata* (Hook.) Ohwi — УССР, Черновцы; Великобритания, Глазго; Япония, Токио; *H. rectifolia* Nakai — Ленинград; *H. montana* Maekawa — Япония, Токио и Кошигайя; *H.* (*Funkia*) *lancifolia* Engelm. — Италия, Триест; *H.* (*Funkia*) *glauca* Stearn — Бот. сад АН АрмССР, Ереван; Бельгия, Антверпен. 30 образцов.

В структуре завязи можно отметить наличие септальных нектарников, идиобластов с рафидами, специфических признаков нет. Плод-коробочка вскрывается по гнездам и колонке завязи.

Семязачатки многочисленные (до 30), анатропные, с двумя интегументами, крассинуцеллятные. Микропиле, как у большинства лилейных, формируется внутренним интегументом. Характерно сильное разрастание наружного интегумента в халазальной части. В остальной части семязачатка он 3—5-слойный, его наружная и внутренняя эпидерма более мелкоклеточная, чем основная паренхима. Внутренний интегумент 2-слойный (рис. 1, *Б*). В процессе созревания происходит заметное разрастание клеток и межклетников в тканях оболочки семени хосты. Местами наблюдается отслаивание наружного интегумента от внутреннего, в результате чего образуются схизогенные полости. Во внутреннем слое тегмена накапливается зернистое содержимое, вероятно, белок (рис. 1, *В*). В нуцеллусе дифференцируются более мелкоклеточные плотные наружные слои и более крупноклеточные рыхлые внутренние. В дозревающем семени формируются незначительные утолщения наружной клеточной стенки экзотесты, частично используется содержимое клеток второго слоя тегмена, разрушается ткань нуцеллуса, формируется эндосперм.

Зрелые семена видов рода *Hosta* овальные, плоские, с развитым односторонним крылом, черные. Крыловидный вырост — результат отмеченного еще на стадии семязачатка разрастания тканей тесты. Экзотеста заполнена меланином и кажется утолщенной клеточной стенкой субэпидермального слоя из крупных овальных клеток. Местами антиклинальные стенки клеток этого слоя разрушаются с образованием лизигенных полостей. Эндотеста из узких, продольно вытянутых клеток. Тегмен местами сильно сжат, местами же оба его слоя хорошо различимы. Кутикулы тонкие. Эндосперм составлен немногослойной тканью без выраженных утолщений клеточных стенок (рис. 1, *Г*).

Род *Astelia* Banks et Soland ex Br. Небольшой род, 25 его видов встречаются на Новой Гвинее, в Австралии, Тасмании, на Маскаренских и Гавайских островах. Изучен *A. fragrans* Colenso — Новая Зеландия, Вайхонин. 1 образец. Для видов рода *Astelia* отмечена корреляция между размерами растений и числом хромосом (Scottsberg, 1934; Wheeler, 1966; Матвеева, 1980). Семена небольшие, округлые, черные, покровы жесткие, но хрупкие, кусками отделяются от поверхности эндосперма.

Экзотеста составлена высокими, узкими, радиально вытянутыми клетками с утолщенными клеточными стенками и септами. Мезотеста из 4—5 слоев бесцветной паренхимы. Оба слоя тегмена сжимаются и лишь близ рафе сохраняются клеточные полости. Кутикулы хорошо развиты. В области рафе сохраняются остатки нуцеллуса. Эндосперм составлен многослойной тканью без выраженных утолщений клеточных стенок. Только у первого слоя немного утолщена наружная клеточная стенка (рис. 1, *Д*).

Род *Dracaena* Vand ex L. Обширный род, 150 его видов широко распространены в теплых областях Старого Света. Изучены *D. reflexa* Lam. — Мозамбик, Мапуту; *Dracaena* sp. — Бот. сад АН АрмССР, Ереван. 2 образца. Завязь 3-гнездная, с немногочисленными (12) анатропными семязачатками, с радиально вытянутыми клетками обтуратора. Семязачатки с двумя интегументами и 2-слойным в париетальной части нуцеллусом.

Зрелые семена плоские, черные. Спермодерма составлена покровами обоих интегументов. Экзотеста из прямоугольных, тангентально вытянутых клеток со значительно утолщенными, пористыми клеточными стенками, заполненными меланином. Первый слой мезотесты из изодиаметрических клеток, следующие 2 слоя тангентально вытянуты. Эндотеста не выражена. Тегмен сохраняет 2-слойную структуру, его тонкостенные, продольно вытянутые клетки хорошо сохраняются. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, его клетки с более или менее утолщенными стенками.

Род *Cordyline* Comm. ex Juss. Небольшой род, 14 его видов встречаются в тропиках и умеренно теплых областях планеты. Изучены *C. rubra* Hueg. ex Kunth. — Франция, Антиб; *C. banksii* Hook. — Новая Зеландия, Крайстчерч; *C. australis* Hook. — Новая Зеландия, Крайстчерч. 3 образца.

Структура завязи и перикарпия без специфических признаков. Семязачатки анатропные, 2-интегументальные, с обтуратором, крассинуцеллятные. Зрелый плод-коробочка распадается на 3 отдельных гнезда, в которых вызревает по одному семени; семя отделяется с кусочком оболочки плода (*C. rubra*). Зрелые семена округлые или слегка вытянутые, черные, блестящие.

Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из крупных изодиаметрических, трапециевидных, заполненных меланином клеток. Мезотеста из 5 слоев прямоугольных клеток, внутренние 2 слоя несколько сжаты, клеточные стенки пропитаны меланином. Оба слоя тегмена из небольших тонкостенных клеток. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, его клетки с незначительным утолщением клеточных стенок.

Род *Nolina* Michx. 30 его видов приурочены к юго-западу США и Мексике. Изучены *N. recurvata* Hemsl. — Франция, Антиб; *N. beldingi* Brandeg — Испания, Барселона; *N. bigelovii* S. Wats. — Франция, Антиб; *N. longifolia* Hemsl. — Испания, Барселона; *N. microcarpa* S. Wats. — Испания, Барселона. 5 образцов. Семена округлые, слегка удлиненные со слабовыраженным рафе, белые или желтоватые. Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из изодиаметрических бесцветных клеток с довольно значительным утолщением наружной клеточной стенки. Для *Nolina bigelovii* характерно развитие 2-слойной экзотесты за счет периклинальных делений эпидермы, что способствует лучшей сохранности внутренних слоев тесты (рис. 1, *Е*). Мезотеста из 4—5 слоев тонкостенной крупноклеточной паренхимы, среди клеток которой встречаются идиобласты с друзами оксалата кальция. Эндотеста мелкоклеточная, теста легко отслаивается от поверхности семени. Тегмен из 2 слоев узких тангентально удлиненных клеток. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный из клеток со значительно утолщенными стенками.

Род *Dasylirion* Zucc. Небольшой род, ареалы его 18 видов перекрываются с ареалами видов рода *Nolina*. Изучены *D. longissimum* Lam. — Берлин, Далем; Испания, Барселона; *D. glaucophyllum* Hook. — Испания, Барселона; *D. serratifolium* Zucc. — Испания, Барселона. 4 образца.

Семена 3-гранные, с ложбинками в каждой грани, светло-коричневые или темно-желтые. Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из узких, продольно вытянутых клеток с незначительно утолщенными клеточными стенками; мезотеста из 1—2 слоев тонкостенных довольно крупных клеток, эндотеста из прямоугольных небольших клеток. Клетки обоих слоев тегмена сильно сжимаются. Кутикулы хорошо развиты. Эндосперм составлен многослойной тканью с более или менее развитыми пористыми утолщениями клеточных стенок. *D. serratifolium* отличается от остальных видов большими размерами клеток всех тканей спермодермы и большим числом слоев (3—4) мезотесты.

Род *Sansevieria* Thunb. 60 видов этого рода распространены в тропической и южной Африке, на Мадагаскаре, в Аравии. Изучены *S. trifasciata* Hort. ex Prain — Бот. сад АН АрмССР, Ереван; *S. grandis* Hook. f. — ГДР, Потсдам. 3 образца.

Завязь 3-гнездная, с небольшим числом семязачатков (6). Вызревает 1 (реже 2—3) семя. Плод ягодовидный, но не сочный — его оболочка в сравнении с завязью почти не разрастается, лишь меняет окраску. В структуре завязи стоит отметить отсутствие септальных нектарников и наличие млечников и идиобластов с рафидами. В процессе созревания плода мелкие, со значительно утолщенными стенками клетки выстилающей эпидермы сильно разрастаются, радиально вытягиваются, клеточные стенки утолщаются и лигнифицируются. Разрастающееся семя смыкается с оболочкой плода. Отделение перикарпия от семени происходит за счет мягких тканей мезокарпа. Утолщенные клетки выстилающей эпидермы с остатками паренхимы мезокарпа остаются на семени.

Семязачатки анатропные, 2-интегументальные, крассинуцеллятные. Проводящий пучок при прохождении в рафе разветвляется на 3—4 отдельные ветви. Теста 5-слойная, тегмен 2-слойный. В процессе созревания разрастаются все ткани семенных покровов, нуцеллус долго сохраняется. В зрелом семени несколько сжимаются мягкие тонкостенные ткани тесты, тегмен не изменяется, нуцеллус разрушается. Все кутикулы тонкие. Эндосперм составлен многослойной тканью с сильно утолщенными клеточными стенками (рис. 2, *А*). У *S. grandis* мезотеста со слабым пористым утолщением клеточных стенок.

Род *Dianella* Lam. 30 его видов встречаются в тропической Азии, Австралии, на Филиппинах и в Новой Зеландии. Изучены *D. intermedia* Endl. — ФРГ, Дюссельдорф; Новая Зеландия, Крайстчерч; *D. tasmanica* Hook. — Австралия, Мельбурн и Аделаида; Испания, Барселона; *D. revoluta* R. Br. — Бельгия, Гент; Франция, Антиб; *D. nemorosa* Lam. — ГДР, Дрезден; Испания, Барселона. 10 образцов.

Плод 3-гнездный, ягодовидный. Развивается по 1 семени в каждом гнезде, часто 1 из 3 семян вызревает не полностью. В структуре перикарпия нет специфических признаков.

Семена многогранные, нередко с закругленными ребрами, черные, блестящие. Семенная кожура очень жесткая, составлена производными обоих интегументов. Изучение невыполненных семян, а также обработка срезов жавелевой водой выявили следующее. Экзотеста составлена радиально вытянутыми, довольно узкими клетками с пористым утолщением клеточных стенок. В онтогенезе этот слой первым заполняется меланином. Последующие 8—9 слоев мезотесты составлены овальными продольно ориентированными клетками с незначительно утолщенными клеточными стенками, они также заполняются меланином. Клетки внутренних слоев мезотесты в сравнении с клетками наружных более тонкостенные. Эндотеста из узких, мелких, веретеновидных клеток. В нормально развитых семенах мелкие клетки тегмена (2 слоя) сжимаются. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный из тонкостенной паренхимы (рис. 2, *Б*).

Род *Phormium* J. R. et G. Forst. Олиготипный род. 2 его вида приурочены к Новой Зеландии и Норфолкским островам. Изучены *P. tenax* J. R. et G. Forst — Франция, Марсель; Великобритания, Ливерпуль; Новая Зеландия, Крайстчерч; *P. cookianum* Le Jolis — Новая Зеландия, Крайстчерч; Франция, Антиб. 5 образцов.

Семена удлиненные, плоские, черные, блестящие, с широким крыловидным выростом наружного интегумента. Экзотеста зрелого семени из прямоугольных клеток с пористым утолщением клеточных стенок, заполненных меланином. Субэпидермальный слой также пропитан меланином и без специальной обработки оба эти слоя воспринимаются как один. Остальные 5—7 слоев мезо-

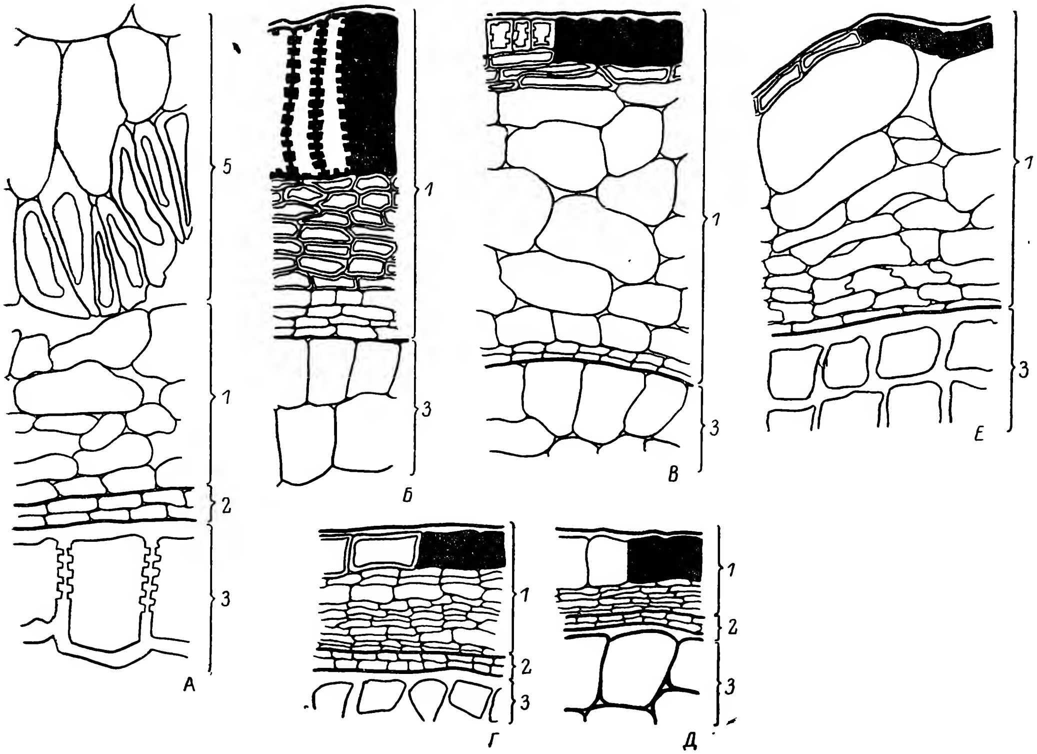


Рис. 2. Структура зрелой семенной кожуры некоторых аберрантных родов асфоделовых и представителей близких к ним групп (×280).

А — *Sansevieria trifasciata*, *Б* — *Dianella intermedia*, *В* — *Phormium tenax*, *Г* — *Xanthorrhoea quadrangulata*, *Д* — *Aphyllanthes monspeliensis*, *Е* — *Odontostomum hartvegii*. *5* — остатки перикарпа. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

тесты составлены овальными клетками с небольшими межклетниками, причем срединные 2—3 слоя в межреберном пространстве несколько сжатые. Эндотеста из узких мелких клеток. В мезотесте крылатки встречаются клетки с широкими порами — гидроциты. Остатки 2-слойного тегмена сжимаются. Эндосперм многослойный, его ткань без выраженных утолщений клеточных стенок (рис. 2, *В*).

Род *Xanthorrhoea* Sm. Все 15 видов рода — эндемики Австралии. Изучены *X. quadrangulata* F. Murll. — США, Калифорния, Аркадия; *X. australis* R. Br. — Австралия, Канберра. 2 образца.

Семена черные, удлиненные, с 3 гранями, образующими узкие ребра. Экзотеста из заполненных меланином почти квадратных клеток с незначительно утолщенными клеточными стенками. Мезотеста из 9—10 слоев несколько тангентально сжатых паренхимных клеток, но 1—2 слоя обычно не сминаются. Эндотеста из прямоугольных мелких клеток. Тегмен 2-слойный. Его наружный слой из мелких прямоугольных клеток, клеточные стенки которых пропитаны дубильными веществами, внутренний более крупноклеточный, неокрашенный, кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, его клетки с незначительно утолщенными клеточными стенками, утолщение наиболее выражено у первого слоя (рис. 2, *Г*). У *X. australis* теста из меньшего числа слоев, тегмен сжат сильнее.

Род *Aphyllanthes* L. Монотипный род, единственный вид которого — *A. monspeliensis* L. — распространен в Западном Средиземноморье — Франция, Париж и Льеж. 2 образца.

Плод-коробочка с 3 вызревающими семенами. Перикарп составлен 5—6 слоями клеток, эпидерма почти не выделяется, основная ткань из небольших клеток с заметно утолщенными стенками, небольшими межклетниками. Встречаются идиобласты с рафидами. Выстилающая эпидерма из клеток со значительным утолщением стенок, причем у одного образца они были сильно радиально вытянуты, у другого — изодиаметрической формы.

Семена 3-гранные, с закругленными ребрами, продолговатые. Экзотеста из крупных квадратных, заполненных меланином клеток. Мезотеста из 8—9 слоев сильно сжатых клеток с клеточными стенками, окрашенными дубильными веществами. Сохраняются оба слоя бесцветных клеток тегмена. Эндосперм многослойный, его клетки с незначительно утолщенными клеточными стенками, пористые (рис. 2, *Д*).

Род *Odontostomum* Torr. Монотипный калифорнийский род *O. hartvegii* Torr. — Канада, Ванкувер. 1 образец.

Семена 3-гранные, с закругленными ребрами, вытянутые в носик, темно-коричневые. Экзотеста из небольших прямоугольных клеток, заполненных дубильными веществами. Первый слой мезотесты из крупных прямоугольных клеток с развитыми межклетниками. Следующие 3 слоя более мелкоклеточные, с извилистыми антиклинальными стенками. Эндотеста из узких мелких клеток, иногда сильно сжатых и практически неразличимых. Остатки тегмена сохраняются только в области рафе. Эндосперм многослойный, составлен клетками с утолщенными клеточными стенками (рис. 2, *E*).

Обсуждение

Прежде всего следует отметить глубокие различия в развитии и структуре уже зрелой спермодермы описанных родов и родов ранее изученных *Asphodeloideae* s. str. (Оганезова, 1987). Почти все эти роды (исключение *Odontostomum*) характеризуются активным участием в онтогенезе и сохранением в зрелом семени дериватов внутреннего интегумента. Очень характерно для многих родов долгое функционирование ткани нуцеллуса; часто можно наблюдать, как в дозревающем плоде соседствуют семена с нуцеллусом и семена без нуцеллуса, но с эндоспермом. Ни один из вышеописанных родов не имеет ариллуса — признака, характерного для большинства родов асфоделовых. Таким образом, по строению семенной кожуры роды *Hosta*, *Dianella*, *Phormium*, *Xanthorrhoea*, *Aphyllanthes*, *Odontostomum* следует выделить из состава собственно асфоделовых.

Изучение плода и семени ряда других таксонов, которым разные авторы приписывают родство с критическими для асфоделовых родами, позволило заключить следующее. Род *Hosta* образует естественную группу с родами *Agave*, *Yucca*, *Hesperaloë* из сем. *Agavaceae*. Общими для них являются не только структура зрелого семени (небольшие клетки экзотесты с незначительно утолщенными клеточными стенками, развитие крупных клеток в субэпидермальном слое, мелкоклеточность остальных слоев мезотесты, сохранение клеток тегмена, развитие немногослойного эндосперма из тонкостенных клеток), но и сходство в процессах развития этих структур, а также в строении перикарпа. Существующие же различия, безусловно, являются специфическими признаками родов и видов и связаны с особенностями распространения и прорастания семян.

Таким образом, структура плода и семени дает возможность согласиться с интерпретацией объема сем. Agavaceae, как это предлагается H. P. Traub (1953), M. S. Cave (1953), В. С. Чуповым с соавторами (1978).

Выявленные особенности структуры плода и семени агавовых во многом сближают их с семействами (или подсемействами) *Hyacinthaceae* (Оганезова, 1982), *Alliaceae* (Оганезова, 1986), *Asphodelaceae* (Оганезова, 1987).

Определение объема сем. *Agavaceae* вызвало необходимость сравнения с ними группы драценовых, которым часто приписывают родство с первыми. Объединить роды *Astelia*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Dasylirion*, *Nolina*, *Sansevieria* в одну группу, по данным настоящего исследования, кажется почти невозможным. Очень выделяются специфическими особенностями тесты роды *Astelia* (экзотеста из высоких узких клеток с утолщенными клеточными стенками и септами), *Nolina* (экзотеста лишена меланина, что нехарактерно для этой группы растений, иногда она 2-слойная), *Sansevieria* (теста составлена тонкостенными слабо дифференцированными клетками, лишенными каких-либо пигментов, функция защиты зародыша выполняется выстилающей эпидермой перикарпа — явление, известное для некоторых цветковых, — Boesewinkel, 1984). При сравнении родов драценовых с другими близкими группами можно отметить, что такая же гетерогенность структуры семени присуща спаржевым, близкое родство с которыми драценовых отмечено некоторыми авторами (Huber, 1969; Takhtajan, 1980). В рассматриваемой группе различия между родами в структуре спермодермы, так же как у спаржевых, сводятся к различной степени дифференциации тесты и отсутствию или наличию в ней меланина, что, на наш взгляд, определило различия в экологии родов спаржевых и является результатом большой дизъюнкции между ареалами различных представителей спаржевых (Оганезова, 1981). Что же касается драценовых, то при общем сходстве в экологии этих ксерофитных родов их ареалы более отдалены и изолированы друг от друга, чем у спаржевых. Так, например, небольшой род *Astelia* имеет весьма своеобразный узкий ареал (Австралия, Тасмания, Гавайские острова), что сочетается со специфичной экзотестой семян. Род *Nolina* также узкоареальный, из сухих местообитаний Калифорнии и Мексики. Отсутствие в тесте семенной кожуры у видов этого рода меланина сочетается с развитием мощных утолщений клеточных стенок ткани эндосперма. Подобная компенсация структурных элементов в покровах семени и в эндосперме широко распространена у спаржевых (Оганезова, 1981). Род *Sansevieria* характерен для сухих местообитаний Африки, Мадагаскара и Аравии. Такой тип ареала сочетается с иным комплексом структур семени, при котором функция защиты зародыша выполняется крупноклеточной и толстостенной тканью, выстилающей эпидермы перикарпа, и толстостенными клетками эндосперма. Обладающие же широким ареалом роды *Cordyline* и *Dracaena* имеют наиболее распространенный среди *Liliaceae* s. l. комплекс признаков структуры семени, при котором функция защиты зародыша выполняется главным образом тестой (экзотестой). Значительная изолированность и отдаленность друг от друга ареалов родов драценовых, очевидно, явились причиной формирования различных специфических структур в покровах семени представителей этого семейства.

Выявленные сходные закономерности в структуре покровов семян драценовых и спаржевых, вероятно, можно считать свидетельствами их родства, как это делают Cave (1964), Чупов, Кутявина (1980), Schulze (1983), и параллельного развития, что совпадает с пониманием эволюции этих групп Takhtajan (1980). Одновременно можно сказать, что, несмотря на некоторое сходство, группа драценовых не может быть объединена с агавовыми, как это предлагают Melchior (1964), Hutchinson (1934, 1973) и D. Satô (1942).

Различия в структуре спермодермы родов *Phormium* и *Dianella* сводятся только к форме клеток экзотесты. Это позволяет согласиться с их объединением в одно семейство (Takhtajan, 1980) и отказаться от их выделения в самостоятельные семейства (Huber, 1969; Dahlgren, Clifford, 1982). Важно отметить значительно большую их близость по структуре семенной кожуры к группе драценовых, особенно к родам *Astelia* и *Dracaena*, как это отмечено Huber (1969), чем к агавовым, по Takhtajan (1980), или асфоделовым, по Schulze (1982) и Cave (1955). Сходство между ними проявляется даже в особой хрупкости покровов зрелых семян родов *Dianella* и *Astelia*, когда зрелая спермодерма легко разламывается на кусочки, обнажая эндосперм. Возможно, это — приспособление к прорастанию, так как семенная кожура обоих родов чрезвычайно жесткая. Кроме того, ареалы родов *Phormium* и *Dianella* перекрываются с таковыми у родов *Astelia* и *Dracaena*.

Целый ряд различий в структуре семенной кожуры у видов рода *Xanthorrhoea* от такового типично асфоделовых, с одной стороны, и агавовых, с другой, подтверждает гипотезу Hutchinson (1934) о параллельном их развитии, что согласуется и с данными сравнительно-анатомического анализа вегетативных органов (Fahn, 1953).

Специфика структуры оболочки плода и семенной кожуры в роде *Aphyllanthes* подтверждает почти единое мнение современных авторов о его обособленности в комплексе близких к асфоделовым семейств (Tomlinson, 1965; Takhtajan, 1980; Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985).

Сем. *Tecophylaceae* мы не исследовали, но значительная обособленность рода *Odontostomum* среди остальных изученных нами родов по семенной кожуре безусловна (наличие дубильных веществ вместо меланина, иной комплекс признаков как тесты, так и тегмена).

В заключение можно сказать, что данные сравнительно-анатомического анализа перикарпа и семенной кожуры подтверждают объем сем. *Agavaceae* в составе родов *Agave*, *Yucca*, *Hosta*, *Hesperaloë* и некоторых других; сем. *Dracaenaceae* в составе родов *Astelia*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Nolina*, *Dasylirion*, *Sansevieria* и некоторых других. Отмечена значительная близость сем. *Agavaceae* к собственно асфоделовым, луковым и сцилловым (Оганезова, 1982, 1986, 1987), а сем. *Dracaenaceae* — к спаржевым (Оганезова, 1981). Различия между группами близких родов в сем. *Agavaceae* менее выражены, чем в сем. *Dracaenaceae*, что, вероятно, означает необходимость выделения внутри *Agavaceae* отдельных триб, внутри *Dracaenaceae* — отдельных подсемейств.

Роды *Dianella* и *Phormium* могут рассматриваться в рамках единого таксона (семейства), близкого к *Dracaenaceae*.

Роды *Xanthorrhoea*, *Aphyllanthes* и *Odontostomum* значительно обособлены среди изученных родов и должны рассматриваться в ранге отдельных семейств, *Xanthorrhoea* и *Aphyllanthes* среди близких к *Agavaceae* и *Asphodelaceae*, тогда как *Odontostomum* более обособлен.

Сопоставление особенностей структуры семенной кожуры и эндосперма с ареалами изученных родов выявило зависимость формирования сходных защитных структур для групп со сплошным ареалом родов (*Agavaceae*) и различных защитных структур семени для групп с большими дизъюнкциями ареалов родов (*Dracaenaceae*).

ЛИТЕРАТУРА

Комар Г. А. О типе семяпочки некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 800—805. — *Комар Г. А.* Морфология семяпочек семейства лилейных. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 417—427. — *Матвеева Т. С.* Полиплоидные декоративные растения. Однодольные. Л.: Наука, 1980. 300 с. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства. *Lilioideae* s. str. — Биол. журн. Армении, 1980, т. 23, № 5, с. 487—496. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Ереван: Изд-во Арм. отд. ВБО, 1981, т. 8, с. 131—148. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых *Liliaceae* в связи с систематикой семейства. *Scilloideae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 729—742. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 772—781. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Wurmbaeoideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 10, с. 1317—1327. — *Оганезова Г. Г.* Способ осветления анатомических срезов растений. А. с. 1253500 (СССР). — Опубл. в Б. И., 1985, № 32. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Allioideae* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 3, с. 300—310. — *Оганезова Г. Г.* Особенности анатомической структуры плодов и семян некоторых асфоделовых (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 4, с. 436—447. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Сравнительная* анатомия семян. Т. 1. Однодольные / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1985. 318 с. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 101—110. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.*, *Морозова Н. С.* Систематические связи между родами *Hosta*, *Yucca* (*Liliaceae*) и *Agave* (*Amaryllidaceae*): Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 349. — *Чупов В. С.*, *Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales*. 1. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 75—81. — *Berger A.* Die Agaven. Jena: Ficher, 1915. 288 S. — *Boesewinkel F. D.* Development of ovule and seed coat in *Cneorum tricoccon* L. (*Cneoraceae*). — Acta Bot. Neerl., 1984, vol. 33, N 1, p. 61—70. — *Cave M. S.* Cytology and embryology in the delimitation of genera. — Chron. Bot., 1953, vol. 14, N 3, p. 140—153. — *Cave M. S.* Sporogenesis and female gametophyte of *Phormium tenax*. — Phytomorphology, 1955, vol. 5, N 10, p. 247—253. — *Cave M. S.* Cytological observation on some genera of the *Agavaceae*. — Madroño, 1964, vol. 17, p. 163—170. — *Cave M. S.* Embryological studies in *Stypandra* (*Liliaceae*). — Phytomorphology, 1975, vol. 25, N 1, p. 95—99. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1976. 311 p. — *Dahlgren R.*, *Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London etc.: Academic Press, 1982. 377 p. — *Dahlgren R.*, *Clifford H. T.*, *Yeo P. F.* The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Berlin etc.: Springer, 1985. 520 p. — *Davis G.* Systematic embryology of angiosperms. New York etc.: Wiley and Sons, 1966. 528 p. — *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. *Liliaceae*, *Amaryllidaceae*. Leipzig, 1888, T. 2, Abt. 5, S. 11—127. — *Fahn A.* The anatomical structure of the *Xanthorrhoeaceae* Dumort. — J. Lin. Soc., 1953, vol. 55, N 2, p. 158—184. — *Grove A. R.* Morphological study of *Agave lecheguilla*. — Bot. Gaz., 1941, vol. 103, N 4, p. 353—365. — *Guedès E. M.* L'ovule-

de *Sansevieria trifasciata* Prain (*Liliaceae*). Sa vascularisation et sa signification morphologique. — C. R. Acad. Sci., Paris, 1973, ser. D, vol. 276, N 6, p. 953—956. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mit. Bot. Staats. München, 1969, Bd 8, S. 219—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 2. Monocotyledons. London: Macmillan, 1934. 243 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford: Univ. Press, 1973. 968 p. — *Krause K. Liliaceae.* — In: Engler H., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig, 1930, 2 ed., Abt. 15a, S. 227—386. — *Lakshmi N.* A contribution to the embryology of *Sansevieria zeylanica* Willd. — Cur. Sci. (India), 1979, vol. 48, N 9, p. 410—412. — *Maecawa F.* Genus *Hosta.* — J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1940, vol. 3, N 5, p. 317—425. — *McKelvey S. D., Sax K.* Taxonomic and cytological relationships of *Yucca* and *Agave.* — J. Arn. Arb., 1933, vol. 14, N 1, p. 76—81. — *Melchior H.* Liliiflorae. — In: Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Berlin: Nicolassee, 1964, Bd 2, S. 513—543. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926, T. B. Bd 2, Abt. 2. 364 S. — *Rajn M. V. S.* Some aspects on the embryology of *Dianella nemorosa* Lam. — J. Ind. Bot. Soc., 1957, vol. 36, N 3, p. 223—226. — *Satô D.* Analysis of the karyotypes in *Yucca*, *Agave* and related genera with special reference to the phylogenetic significance. — Jap. J. Gen., 1935, vol. 11, N 4, p. 272—278. — *Satô D.* Karyotype alteration and phylogeny in *Liliaceae* and allied families. 1, 2. — Jap. J. Bot., 1942, vol. 12, N 1, p. 58—132; N 2, p. 132—161. — *Schnarf K., Wunderlich R.* Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae—Asphodeloideae.* — Flora, N. F., 1939, Bd 33, Hf 3, S. 297—327. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 9. *Anthericaceae.* — Wis. Ztshr. Fridrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Nat., 1982, R. 31, Hf 2, S. 291—307. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 12. Der *Agavaceae.* — Wis. Ztshr. Fridrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Nat., 1983, R. 32, Hf 6, S. 965—979. — *Scottsberg C.* Studies in the genus *Astelia* Banks et Soland. — Kong. Svens. Vet. Handl., 1934, ser. 3, vol. 14, N 2, p. 1—106. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of the flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 226—359. — *Tomlinson P. B.* Notes on the anatomy of *Aphyllanthes* (*Liliaceae*) and comparison of *Eriocaulaceae.* — J. Lin. Soc., 1965, vol. 59, N 2, p. 163—173. — *Traub H. P.* The tribes and genera of the *Agavaceae.* — Plant Life, 1953, vol. 9, N 2, p. 137—138. — *Wheeler J. M.* Cytotaxonomy of the large *Asteliales* (*Liliaceae*) of the North Island of the New Zealand. — New Zeal. J. Bot., 1966, vol. 4, N 1, p. 95—113. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. Press, 1966. 1214 p. — *Wunderlich R.* Die Agavacee Hutchison im Lichte ihrer Embryologie. — Öster. Bot. Wochbl., 1950, Bd 97, N 6, S. 437—502.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 21 IV 1986.

SUMMARY

Fruit and seed anatomical structure of the *Asphodeloideae* aberrant genera *Hosta*, *Dianella*, *Phormium*, *Xanthorrhoea*, *Aphyllanthes*, *Odontostomum* was compared with that of some members of *Agavaceae* and *Dracaenaceae* families. The naturality of the family volumes was established for the *Agavaceae* (composed of *Agave*, *Yucca*, *Hosta* and some other genera), *Dracaenaceae* (*Dracaena*, *Astelia*, *Cordyline*, *Nolina*, *Dasylirion*, *Sansevieria* and some others), *Phormiaceae* (*Phormium*, *Dianella* and some others), *Xanthorrhoeaceae* (*Xanthorrhoea* and some others), *Aphyllanthaceae* (*Aphyllanthes*). The genus *Odontostomum* is isolated to a great extent from the others. The proofs for the close relation among *Agavaceae* on the one hand and *Asphodeloideae*, *Scilloideae*, *Allioideae* on the other, and also between *Dracaenaceae* and *Asparagoideae* are presented. The relationship between seed structure and ecology of some genera is shown.

УДК 581.8 : 581.821 : 582.662

А. А. Бутник, О. В. Тимченко

СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE*

A. A. BUTNIK, O. V. TIMCHENKO. LEAF EPIDERMAL STRUCTURE IN SPECIES OF *CHENOPODIACEAE* FAMILY

Описано строение эпидермы листьев 27 видов из 15 родов сем. *Chenopodiaceae*, выявлены ее адаптивные признаки у растений разных структурно-экологических групп (пластинчатолистных ксерофитов, суккулентных и склероморфных). Определена степень варьирования признаков эпидермы в семействе и корреляции между некоторыми из них.

Виды сем. *Chenopodiaceae* — типичные представители аридных территорий, часто эдификаторы и доминанты растительного покрова пустынь Средней Азии (Коровин, 1961; Попов, 1963; Гранитов, 1964). Адаптированность их к аридным условиям обитания проявляется на всех этапах онтогенеза и выражается в специализации структуры органов и тканей (Радкевич, 1928; Василевская, 1940; Василевская, Бутник, 1981). Адаптивные свойства эпидермы мало изучены, между тем они в сочетании с типом мезофилла определяют путь приспособления к термо-гелио-ксерическим условиям.

Классическими признаками эпидермы ксерофитов считают опушенность, толстую кутикулу и восковой налет, утолщение наружных стенок клеток, мелкоклеточность, погруженность устьиц (Коровин, 1958; Oppenheimer, 1960; Stocker, 1960; Seddon, 1974). Однако эпидерма листьев суккулентных ксерофитов, в том числе и маревых, часто крупноклеточная, с толстой или тонкой кутикулой, выполняющая водозапасающую функцию (Василевская, 1940; Мокеева, 1948; Fahn, 1964).

Индийские ботаники изучили эпидерму и онтогенез устьиц у 25 видов центросеменных, отметили разнообразие формы и толщины стенок эпидермы, наличие 4 основных и 1 переходного типа устьиц, различающихся по происхождению, выделили 7 типов побочных клеток (Inamdar, 1968; Inamdar et al., 1977; Paliwal et al., 1980; Ramayya, Rajagopal, 1980). Одним из ведущих специалистов по изучению адаптивных свойств эпидермы пустынных растений является O. B. Lyshede (1977a, b, 1982). Он изучил строение наружной стенки клеток эпидермы видов родов *Anabasis* и *Calligonum* и других пустынных растений и установил, что она состоит из 5 слоев, пронизана микроканалами и обладает способностью набухать, поглощать и связывать воду благодаря высокому содержанию пектина. Сведения о размерах эпидермальных клеток, толщине их стенок, числе и размере устьиц отдельных видов семейства маревых имеются в работах С. Ю. Рожановского (1952, 1970), С. А. Пайзиевой, Т. Рахимовой (1972), У. Н. Жапаковой (1979), из которых видно, что виды маревых различаются по строению эпидермы.

Строение эпидермы видов маревых, характерных для Юго-Западного Кызылкума и некоторых горных районов Средней Азии, мы изучали с целью выявления ее специфики в этом ксерофилизованном семействе, ее зависимости от типа мезофилла листа и принадлежности растений к определенной структурно-экологической группе (пластинчатолистные ксерофиты, суккуленты и склерофиты).

Материал и методика

Исследовали эпидерму листьев 27 видов маревых, собранных в местах их естественного произрастания. На холмах Капланбека — *Spinacia turkestanica* Iljin;[1] в Юго-Западном Кызылкуме в разных эдафических условиях: на песке — *Corispermum lehmannianum* Bunge, *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., *S. paletzkiana* Litv., *S. aperta* Pauls, *S. paulsenii* Litv.; на солончаке — *Suaeda arcuata* Bunge, *S. acuminata* (C. A. Mey.) Moq., *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch., *Gamanthus gamocarpus* (Moq.) Bunge, *Atriplex tatarica* L., *Salsola foliosa* (L.) Schrad.; на супесчаной гипсированной почве — *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn., *C. papposa* Botsch. et Ikonn., *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Salsola gemmascens* Pall., *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl, *S. arbuscula* Pall.; на каменистых почвах останцовых гор Кызылкума — *Salsola arbusculiformis* Drob., *Arthrophytum lehmannianum* Bunge; в горах Каратау — *Raphidophyton regelii* (Bunge) Iljin, *Kochia prostrata* subsp. *grisea* Prat.; в Чаткальском хребте — *Nanophyton botschantzevii* Prat.; в Моголтау (центральный Тянь-Шань) — *Salsola montana* Litv.; на пестроцветах Копетдага — *Salsola vvedenskyi* Iljin et Pop.; на глинистых почвах окрестностей Ташкента — *Chenopodium album* L.; в Ботаническом саду АН УзССР — *Polycnemum perenne* Litv., *Anthochlamys tjanschanica* Iljin ex Aellen.

Изучали закончившие рост листья со среднего яруса годичных побегов в начале цветения. Суккулентные листья фиксировали в 70°-м этиловом спирте, склерифицированные — в смеси 96°-го спирта, глицерина, воды (1 : 1 : 1). Тип мезофилла определяли на поперечных срезах через середину листа. Эпидерму изучали на парадермальных препаратах и поперечных срезах. Срезы делали опасной бритвой, окрашивали метиленовой синью, гематоксилином, по Делафильду, заклеивали в глицерин-желатину. У 19 видов на поперечных срезах окуляр-микрометром МОВ-1.5 измеряли высоту эпидермальных клеток, толщину их наружной стенки и кутикулы, погруженность устьиц; на парадермальных препаратах подсчитывали число эпидермальных клеток и устьиц в поле зрения с пересчетом на 1 мм^2, измеряли длину и ширину устьиц, вычисляли площадь эпидермальных клеток. Форма и очертания основных эпидермальных клеток описаны по методике С. Ф. Захаревич (1954). Измерения проведены в 30—50-кратной повторности с подсчетом средней величины и ошибки измерения. Коэффициент вариации определяли по формуле Дж. Снедекора (1961). Для площади и высоты эпидермальных клеток, толщины их наружной стенки находили коэффициент корреляции по формуле Б. А. Доспехова (1968), вычисленный на ЭВМ «Наири-И». Эпидерма зарисована с помощью рисовального аппарата РА-6 под микроскопом МБИ-3.

Результаты исследования

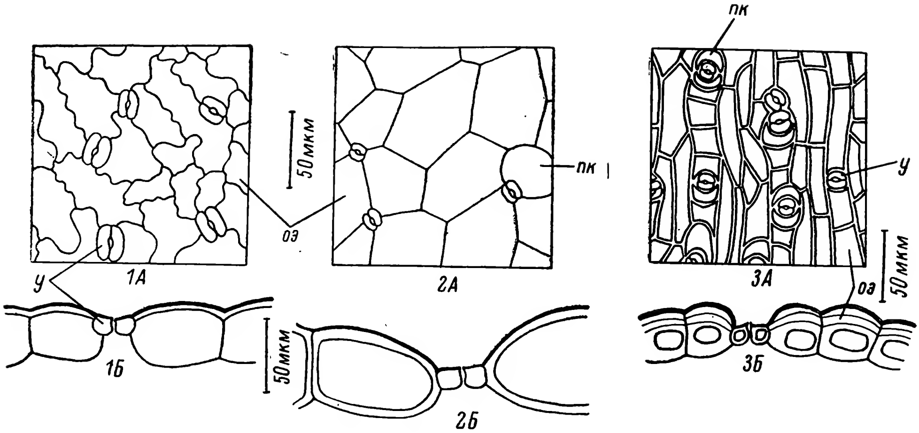
Эпидерма листьев всех видов маревых однорядная, неопушенная (*Salsola paletzkiana*, *S. foliosa*), с шипиками высотой 60—70 мкм (*S. richteri*) и 30 мкм (*S. paulsenii*), 5—6-лучевыми звездчатыми волосками (виды родов *Ceratoides*, *Ceratocarpus*), 2-лучевыми мальпигиевыми (*Salsola gemmascens*), пузыревидными (*Chenopodium album*, *Atriplex tatarica*), чаще простыми 1—3-клеточными шиповатыми (виды родов *Kochia*, *Bassia*, *Salsola*, *Climacoptera*) волосками.

Проекция основных эпидермальных клеток чаще квадратная или прямоугольная, реже многоугольная (*Suaeda acuminata*) или округлая (*Anthochlamys tjanschanica*, *Salsola richteri*, *S. vvedenskyi*). У видов с пластинчатыми листьями и некранцевыми типами мезофилла (дорсивентральным, изолатерально-палисадным) стенки клеток извилистые только на абаксиальной стороне (*Spinacia turkestanica*, *Ceratoides ewersmanniana*) либо на обеих сторонах листа (*Anthochlamys tjanschanica* (см. рисунок, *1*, *А*). У остальных видов стенки эпидермальных клеток прямолинейные (см. рисунок, *2*, *А*; *3*, *А*).

Величина эпидермальных клеток находится в прямой корреляции, а число их на единицу площади листа — в обратной со степенью суккулентности листа.

---

[1] Латинские названия видов даны по С. К. Черепанову (1981).



Строение эпидермы листьев видов сем. *Chenopodiaceae*.

1, *А*, *Б* — *Anthochlamys tjanschanica*; *2*, *А*, *Б* — *Suaeda acuminata*; *3*, *А*, *Б* — *Raphidophyton regelii*; *А* — в плане; *Б* — на поперечном срезе. *пк* — побочная клетка, *оэ* — основная эпидермальная клетка, *у* — устьице.

Самые мелкие клетки при соответственно большом их числе (832—1560 на 1 мм^2) отмечены у пластинчатолистных ксерофитов *Spinacia turkestanica*, *Kochia prostrata*, *Ceratoides papposa* и у склероморфных центрических листьев *Raphidophyton regelii*, *Salsola arbusculiformis*, *Girgensohnia oppositiflora*. Эпидермальные клетки наиболее суккулентных листьев (*Suaeda acuminata*, *S. arcuata*, *Salsola aperta*) крупные при небольшом их числе (100—250 на 1 мм^2 площади листа) (табл. 1). Клетки абаксиальной эпидермы пластинчатых и уплощенных листьев крупнее клеток адаксиальной. В вальковатых листьях с центрическим типом мезофилла эта разница не выражена или незначительна. Эпидерма таких листьев сходна по всей окружности листа и по другим показателям. Высота эпидермальных клеток — средневариабельный признак (общий $C_V = 28$ %), а их число сильновариабельно (общий $C_V = 58—59$ %). Высота эпидермальных клеток не всегда находится в прямой корреляции с их площадью. В суккулентных листьях рода *Suaeda* эти признаки скоррелированы и крупные по площади эпидермальные клетки достигают 59—85 мкм выс. Однако у *Kochia prostrata* subsp. *grisea* и *Polycnemum perenne* при резко различающейся площади эпидермальных клеток (1091 и 3215 мкм^2) высота их одинакова — 25 мкм, в результате чего различна форма клеток на поперечном срезе: у первого вида они вытянуты по тангенсу, а у второго — по радиусу. Высота эпидермальных клеток не зависит от их положения на листе: у пластинчатых листьев *Corispermum lehmannianum* выше клетки абаксиальной эпидермы, а у *Anthochlamys tjanschanica* — адаксиальной; либо они почти одинаковы (*Kochia prostrata*). Между площадью эпидермальных клеток и их высотой у представителей семейства отмечена слабая обратная корреляция ($r = -0.3$).

Наружные стенки эпидермальных клеток утолщены в разной степени (табл. 1). Эпидерма пластинчатых некранцевых листьев (виды родов *Corispermum*, *Anthochlamys*, *Ceratoides*) и суккулентных кранцевых (виды рода *Suaeda*, *Salsola aperta*, *S. vvedenskyi*, *S. montana*) тонкостенная (см. рисунок, *1*, *Б*; *2*, *Б*). Наиболее толстостенная эпидерма у склероморфных листьев (*Raphidophyton regelii*, *Salsola arbusculiformis*, *S. arbuscula*), у которых утолщена не только наружная, но и внутренняя стенка клеток (см. рисунок, *3*, *Б*). Процентное отношение толщины наружной стенки к высоте эпидермальной клетки наименьшее у суккулентных (от 7.3 до 13.5 %) и пластинчатолистных видов (от 4.8 до 21.6 %) и наиболее высокое (от 22 до 46.9 %) у склерофиллов. Толщина наружной стенки эпидермы в семействе является средне- и сильновариабельным признаком. Между толщиной наружной стенки и высотой эпидермальных клеток существует слабая обратная корреляция ($r = -0.21$).

Кутикула листьев маревых тонкая, обычно не превышает 1.5 мкм и лишь у горного склероморфного *Raphidophyton regelii* достигает 2.1 мкм. На адакси-

ТАБЛИЦА 1

Показатели строения основных эпидермальных клеток листьев видов сем. *Chenopodiaceae*

Вид	Число клеток на 1 мм²		Площадь клетки, мкм²		Высота клетки, мкм		Толщина наружной стенки, мкм		Толщина наружной стенки к высоте клетки, в процентах		Толщина кутикулы, мкм	
	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная
Пластинчатолистная группа												
Spinacia turkestanica	910 ±18.4	830 ±16.0	957	1049	28.7 ±1.35	29.8 ±1.44	2.1 ±0.11	1.8 ±0.10	7.3	6.0	0.6 ±0.05	0.7 ±0.08
Anthochlamys tjanschanica	296 ±5.0	275 ±6.3	3378	3636	45.3 ±1.96	28.2 ±1.29	2.2 ±0.12	2.1 ±0.11	4.8	7.4	0.8 ±0.05	0.7 ±0.03
Corispermum lehmannianum	274 ±6.8	199 ±6.6	3610	5025	36.0 ±1.30	41.8 ±1.74	2.7 ±0.13	3.6 ±0.24	7.5	8.6	1.3 ±0.07	1.3 ±0.01
Ceratoides ewersmanniana	317 ±4.1	285 ±3.0	3154	3509	32.3 ±1.40	25.8 ±1.50	3.9 ±0.15	2.7 ±0.14	12.1	10.4	1.1 ±0.06	0.8 ±0.02
C. papposa	625 ±8.3	717 ±9.2	1233	1213	25.9 ±1.61	20.3 ±1.67	4.2 ±0.20	3.4 ±0.15	16.2	16.7	0.9 ±0.02	0.8 ±0.01
Kochia prostrata subsp. *grisea*	916 ±8.9	980 ±9.2	1091	1024	25.8 ±1.2	26.8 ±1.1	4.8 ±0.1	5.8 ±0.1	14.6	21.6	1.0 ±0.06	0.8 ±0.04
C_V, %	54.7	62.8	—	—	23.1	24.7	33.9	44.5	—	—	25.7	27.9
Склерофилльная группа												
Polycnemum perenne	311 ±4.45	318 ±4.52	3215	3176	25.9 ±1.44	26.8 ±1.35	8.2 ±0.21	8.3 ±0.14	31.6	30.9	1.3 ±0.09	1.3 ±0.07
Raphidophyton regelii	914 ±14.7	835 ±16.9	1098	1200	33.1 ±1.66	32.4 ±1.78	14.3 ±0.16	14.9 ±0.17	43.2	45.9	2.1 ±0.09	1.8 ±0.06
Arthrophytum lehmannianum	522 ±14.4	537 ±14.7	1915	1876	38.0 ±1.41	39.2 ±1.38	9.0 ±0.09	9.2 ±0.07	23.7	23.7	1.3 ±0.05	1.4 ±0.06

Salsola arbusculiformis	832 ±18.9	—	1201	—	49.9 ±1.52	50.2 ±1.3	15.8 ±0.53	16.2 ±0.61	31.7	32.2	1.2 ±0.05	1.3 ±0.06
S. arbuscula	311 ±7.02	—	3215	—	54.7 ±1.25	55.3 ±1.31	14.7 ±0.48	15.2 ±0.64	26.7	25.7	1.2 ±0.04	1.3 ±0.06
S. richteri	211 ±6.9	191 ±5.0	4222	4560	52.7 ±1.38	—	11.6 ±0.42	—	22.0	—	1.4 ±0.06	—
S. paletzkiana	447 ±5.1	—	1955	—	32.1 ±1.22	—	8.4 ±0.24	—	26.1	—	1.3 ±0.06	—
Girgensohnia oppositiflora	1560 ±11.78	1550 ±11.70	641	648	33.2 ±1.8	32.0 ±1.7	3.1 ±0.05	3.3 ±0.05	23.4	27.5	0.7 ±0.01	0.7 ±0.01
C_V, %	70.3	78.8	—	—	27.3	28.6	40.3	45.3	—	—	28.1	26.4
					Суккулентнофилльная группа							
Suaeda acuminata	100 ±5.5	10 000	10 000	—	85.4 ±1.76	—	6.9± ±1.8	—	8.1	—	1.4 ±0.05	—
S. arcuata	155 ±6.0	—	6451	—	59.9 ±1.64	—	4.4± ±0.12	—	7.3	—	1.3 ±0.07	—
Salsola aperta	255 ±5.5	211 ±4.0	3921	4739	39.5 ±1.38	29.7 ±0.68	3.2± ±0.11	3.3 ±0.11	8.1	11.1	0.6 ±0.04	0.8 ±0.05
S. vvedenskyi	410 ±6.9	399 ±6.4	2439	2506	36.0 ±1.2	35.1 ±1.14	3.6± ±0.13	3.6 ±0.12	10.0	10.3	1.3 ±0.04	1.3 ±0.07
S. paulsenii	256 ±6.9	240 ±6.6	3402	3629	51.0 ±2.3	54.9 ±1.9	6.9± ±1.8	7.0 ±1.7	13.5	12.9	1.8 ±0.6	1.9 ±0.6
C_V, %	50.3	35.7	—	—	36.4	32.2	35.8	44.4	—	—	31.4	40.4
C_V общий, %	58.4	59.1	—	—	28.9	28.5	36.7	44.8	—	—	28.4	30.9

Примечание. В числителе — средняя арифметическая величина признака, в знаменателе — среднее отклонение. Прочерк — измерение не проводилось.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика устьичного аппарата листьев видов сем. *Chenopodiaceae*

Вид	Число устьиц на 1 мм²		Длина замыкающих клеток устьиц, мкм		Ширина замыкающих клеток устьиц, мкм		Погруженность, мкм	
	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная	Адаксиальная	Абаксиальная
	Пластинчатолистная группа							
Spinacia turkestanica	207 ±8.8	199 ±7.0	23.3 ±1.2	23.0 ±1.1	20.0 ±2.1	21.1 ±1.7	Непогруженные	
Anthochlamys tjanschanica	78 ±1.0	79 ±1.3	36.1 ±1.8	39.7 ±2.2	29.2 ±2.1	29.2 ±2.6	»	
Corispermum lehmannianum	89 ±1.25	56 ±1.0	41.1 ±2.3	40.0 ±1.9	30.2 ±2.2	29.0 ±1.7	»	
Ceratoides ewersmanniana	87 ±2.45	148 ±4.9	25.3 ±1.0	26.8 ±1.9	24.0 ±2.2	23.1 ±1.6	»	
C. papposa	87 ±2.45	147 ±4.9	27.3 ±0.57	26.0 ±0.48	25.1 ±2.2	24.0 ±2.1	»	
Kochia prostrata subsp. *grisea*	98 ±1.5	72 ±1.2	25.1 ±1.4	24.8 ±1.6	24.8 ±1.7	23.7 ±1.3	»	
C_V, %	45.5	48.0	24.2	26.4	14.6	12.3		
	Склерофилльная группа							
Polycnemum perenne	78 ±1.44	79 ±1.40	30.4 ±1.7	—	21.6 ±2.3	—	11.0	11.3
Raphidophyton regelii	89 ±1.25	78 ±1.20	26.4 ±1.3	27.6 ±2.1	24.2 ±1.7	23.1 ±1.7	11.3	11.5
Arthrophytum lehmannianum	55 ±1.55	58 ±1.5	31.4 ±1.9	35.2 ±1.8	22.9 ±1.6	23.2 ±1.7	7.8	8.2
Salsola arbusculiformis	94 ±2.7	—	29.4 ±1.7	28.5 ±1.7	23.5 ±2.1	23.7 ±2.0	Непогруженные	
S. arbuscula	56 ±2.0	—	34.8 ±1.8	—	27.5 ±1.8	—	3.5	3.2
S. richteri	69 ±2.0	72 ±2.1	36.0 ±1.7	38.2 ±1.6	31.8 ±1.3	32.6 ±1.4	Непогруженные	
S. paletzkiana	112 ±3.1	104 ±2.9	36.3 ±0.5	36.6 ±0.6	34.5 ±1.2	34.8 ±1.7	»	
Girgensohnia oppositiflora	165 ±3.25	170 ±3.20	12.6 ±1.0	11.5 ±1.3	10.8 ±1.3	9.3 ±1.4	2.7	2.9
C_V, %	40.2	43.1	26.0	33.3	29.2	36.9		
	Суккулентнофилльная группа							
Suaeda acuminata	33 ±1.3	32 ±1.3	26.1 ±1.3	27.2 ±1.7	26.1 ±1.7	26.5 ±1.7	27.0	25.3
S. arcuata	34 ±1.2	36 ±1.3	29.3 ±1.6	28.7 ±1.4	25.0 ±2.4	26.3 ±1.7	19.7	19.3
Salsola aperta	44 ±1.9	33 ±1.4	35.5 ±1.2	32.5 ±1.5	31.5 ±1.3	32.1 ±1.3	Непогруженные	
S. vvedenskyi	67 ±1.7	54 ±1.4	30.7 ±1.7	28.0 ±1.4	21.3 ±2.0	21.5 ±1.5	8.6	6.7
S. paulsenii	61 ±3.6	58 ±3.4	27.3 ±1.4	26.0 ±1.3	26.1 ±2.3	25.8 ±2.0	Непогруженные	
C_V, %	32.4	29.1	12.2	8.6	14.0	14.2		
C_V общий, %	39.4	40.1	20.8	22.7	19.3	21.2		

альной стороне пластинчатых листьев кутикула несколько толще, чем на абаксиальной. Вариабельность толщины кутикулы средняя. Характер варьирования признаков основных эпидермальных клеток в каждой группе видов и в семействе маревых в целом однотипен.

Листья всех видов маревых амфистоматичные. Число устьиц на 1 мм^2 колеблется у разных видов значительно. Наименьшее число (30—40) устьиц имеют суккулентные центрические листья видов родов *Suaeda* и *Salsola aperta* (табл. 2). У других видов независимо от размеров листьев отмечено 70—100 устьиц на 1 мм^2, максимальное их число развито на абаксиальной стороне пластинчатых листьев *Ceratoides ewersmanniana* — 148. Распределение устьиц по сторонам пластинчатых листьев с изолатерально-палисадным типом мезофилла не подчинено четкой закономерности: у *Corispermum lehmannianum* их больше на адаксиальной стороне, у *Ceratoides ewersmanniana* — на абаксиальной, у *Anthochlamys tjanschanica* — примерно одинаково на обеих сторонах. Между числом устьиц и площадью эпидермальных клеток существует прямая умеренная корреляция ($r=+0.56$). Длина замыкающих клеток устьиц колеблется в зависимости от видовой принадлежности от 23 до 41 мкм. Число устьиц и их длина находятся в слабой положительной корреляции ($r=+0.16$). Устьица у большинства видов слегка удлиненные, однако у *Ceratoides ewersmanniana*, видов рода *Suaeda* и у *Raphidophyton regelii* они округлые. Устьица у многих видов непогруженные или слегка погруженные (см. рисунок, *1*, *Б*). Глубоко, на 19.7 мкм (*Suaeda arcuata*) и 27.0 мкм (*S. acuminata*), погружены устьица у галофитов (см. рисунок, *2*, *Б*), что в сочетании с небольшим их числом является действенным средством сокращения транспирации. Погружены устьица и у склероморфных видов — *Raphidophyton regelii* (см. рисунок, *3*, *Б*), *Arthrophytum lehmannianum*.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение типов устьиц в листьях видов сем. *Chenopodiaceae* (%)

Вид	Адаксиальная эпидерма			Абаксиальная эпидерма		
	Аномоцитный	Гемипарацитный	Парацитный	Аномоцитный	Гемипарацитный	Парацитный
Пластинчатолистная группа						
Spinacia turkestanica	96	3.2	0.8	97.2	3.0	0.8
Anthochlamys tjanschanica	78	23.0	0	99.0	0.6	0.4
Corispermum lehmannianum	87	10.7	2.3	90.7	7.0	2.3
Ceratoides ewersmanniana	99	0.3	0.7	98.8	0.8	0.4
C. papposa	79.3	20.7	0	76.8	23.2	0
Kochia prostrata	99.0	0.5	0.5	0	0	0
Склерофилльная группа						
Polychemum perenne	99.0	0.4	0.6	—	—	—
Raphidophyton regelii	28.0	37.6	34.4	27.6	35.5	36.9
Arthrophytum lehmannianum	39.9	30.3	29.8	99.0	0.6	0.4
Salsola arbuscula	29.4	70.6	0	0	0	0
S. arbusculiformis	28.1	49.2	22.7	0	0	0
S. richteri	6.0	71.0	23.0	7.0	71.0	22.0
Girgensohnia oppositiflora	9.1	43.9	46.0	8.5	46.0	45.5
S. paletzkiana	17.0	10.0	83.0	15.0	31.0	54.0
Суккулентнофилльная группа						
Suaeda acuminata	46.0	54.0	—	—	—	—
S. arcuata	51.7	48.8	—	—	—	—
Salsola aperta	70.0	30.0	—	75.0	30.0	—
S. vvedenskyi	52.7	29.1	18.2	48.5	27.6	23.9
S. paulsenii	82.0	12.0	—	75.0	15.0	—

На одной стороне листа у маревых встречаются разные типы устьиц, хотя преобладает обычно какой-либо один (табл. 3).[2] Аномоцитный тип устьиц характерен для пластинчатых листьев с некранцевыми типами мезофилла (*Corispermum lehmannianum*, *Anthochlamys tjanschanica*, *Ceratoides ewersmanniana*) и вальковатых листьев с примитивными кранцевыми типами мезофилла (*Kochia prostrata*, табл. 3). Гемипарацитный и парацитный типы устьиц характерны для листьев со специализированными кранцевыми типами мезофилла *Salsola arbuscula*, *S. arbusculiformis*, *S. paulsenii*, *Raphidophyton regelii*. Аномоцитные и гемипарацитные устьица присутствуют в листьях *Suaeda acuminata*, *S. arcuata* в равных количествах. Из видов кранцевой группы лишь крупные уплощенные листья *Salsola aperta* содержат преимущественно аномоцитные устьица, составляющие 70—75 % от общего числа. У *Salsola richteri* одиночно встречаются устьица диацитного типа.

Обсуждение

Строение многих признаков эпидермы маревых коррелирует с типом внутренней структуры листа и отражает способы адаптации растений к аридным условиям обитания.

Опушение у представителей семейства маревых является видовым или родовым признаком и очень разнообразно, что отмечали C. R. Metcalfe, L. Chalk (1950), A. Khatib (1959). Тип трихом и густота опушения не обнаруживают прямой связи с типом мезофилла листа. Хотя опушение присутствует у многих ксерофитов (Schield, 1950), это не специфичный ксероморфный признак, а скорее пайноморфный, присутствующий у растений разных экологических групп, но усиливающийся с возрастанием напряженности минимум-фактора. У форм *Kochia prostrata* с ухудшением условий водоснабжения увеличивается густота опушения, усиливается склероморфность листа, уменьшается число устьиц, утолщается наружная стенка эпидермальных клеток (Бутник, 1966).

Между высотой эпидермальных клеток и их площадью, а также высотой и толщиной наружной стенки выявлена слабая обратная корреляция. Поэтому заключение Рожановского (1952) о том, что высокие эпидермальные клетки имеют утолщенные стенки, не подтвердилось.

Lyshede (1977a, b, 1982) обнаружил у пустынных растений способность наружных стенок эпидермальных клеток к набуханию и поглощению влаги, выпадающей в виде росы, за счет наличия в них гемицеллюлоз и пектиновых веществ. Листья многих видов маревых имеют расширенное основание, на адаксиальной стороне которого эпидерма непосредственно примыкает к водоносной ткани, содержащей до 10—30 % солей от сухой массы листа (*Salsola gemmascens*, *S. aperta*, *Gamanthus gamocarpus* и др.). Исходя из этого мы считаем, что предположение Б. А. Келлера (1911), наблюдения В. М. Свешниковой и Н. И. Бобровской (1970), заключение Э. Пианки (1981) о возможности поглощения внепочвенной влаги ассимилирующими органами пустынных растений имеют под собой структурную основу, хотя адаптивная значимость этого явления необщепризнанна.

Толщина кутикулы ранее считалась ксероморфным признаком, однако исследования В. К. Василевской (1954), Е. А. Мирославова (1974) показали, что этот признак обнаруживает бо́льшую корреляцию с длительностью жизни листа, чем со степенью ксерофитизма. Толстая кутикула характерна в основном для вечнозеленых растений (Василевская, Антонова, 1978; Раскатов, 1980). В семействе маревых наиболее толстую кутикулу имеют длительно сохраняющиеся на растении склероморфные листья *Raphidophyton regelii* и *Nanophyton erinaceum*. Наличие тонкой кутикулы у многих адаптированных к аридным условиям видов маревых свидетельствует о том, что ее толщина не является показателем ксероморфности листа.

Погруженность устьиц неспецифична для суккулентных или склероморфных листьев: в обеих структурных группах есть виды с погруженными и непогруженными устьицами.

---

[2] Типы устьиц определены по классификации М. А. Барановой (1985).

Длительное время считали, что не только виду, но и более крупным таксонам присущ определенный тип устьиц. Однако в работах I. A. Inamdar (1968), Inamdar с соавторами (1977), Paliwal с соавторами (1980), Тимонина (1986) отмечено наличие в листьях представителей сем. *Chenopodiaceae* аномоцитного и парацитного типов устьиц, а у представителей сем. *Amaranthaceae* — диацитного, парацитного, аномоцитного и других на одном растении. В листьях видов маревых преобладают аномоцитный, гемипарацитный и парацитный типы устьиц, реже встречается диацитный. Соотношение типов устьиц на растении специфично для каждого вида. Преобладание аномоцитных устьиц в листьях с менее специализированными некранцевыми типами мезофилла у видов преимущественно из подсем. *Chenopodioideae* позволяет считать его в сем. *Chenopodiaceae* исходным. Это заключение подтверждается фактическим материалом Khatib (1959) по строению листа маревых Сирии.

Анатомические показатели эпидермы количественно варьируют в различных диапазонах, на основании чего выделены 3 группы признаков: маловариабельные с коэффициентом вариации $C_V < 20$ % — длина и ширина замыкающих клеток устьиц; средневариабельные с $C_V > 20$ % — высота эпидермальных клеток, толщина кутикулы; сильновариабельные признаки с $C_V > 40$ % — число эпидермальных клеток, число устьиц на 1 мм^2 площади листа, толщина наружной стенки клеток.

Различные анатомические признаки эпидермы нестрого скоррелированы, неодинаково реагируют на влияние экологических факторов и в некоторой степени автономны.

Для растений с развитой пластинкой листа и дорсивентральным (*Spinacia turkestanica*) или изолатерально-палисадным типом мезофилла (*Ceratoides ewersmanniana*, *Corispermum lehmannianum*, *Anthochlamys tjanschanica*), обитающих на разных типах почв, характерны извилистые очертания стенок эпидермальных клеток на абаксиальной или обеих сторонах листа, тонкая наружная стенка эпидермальных клеток, амфистоматичность, крупные, многочисленные непогруженные устьица преимущественно аномоцитного типа. Растения этой группы приспосабливаются к напряженным ксеротермическим условиям главным образом за счет листопадности в летний период или вегетирования в весеннее время года. Это один из примитивных способов адаптации (тип «убегания»), характерный для многих ксеромезофитов.

Эпидерма склерофилльных петрофитных видов из родов *Polycnemum*, *Raphidophyton*, а также *Salsola arbusculiformis* мелкоклеточная, с прямолинейными очертаниями клеток, с утолщенными наружной и внутренней стенками, более толстой кутикулой, мелкими часто погруженными устьицами преимущественно гемипарацитного и парацитного типов. Приспособление склерофилльных видов к ксеротермическим условиям осуществляется за счет усиления защитных признаков листа, обеспечивающих сокращение испарения.

Эпидерма суккулентных листьев галофитных видов часто голая или с короткими шипиками, очень крупноклеточная, тонкостенная, устьица малочисленные, мелкие, непогруженные или погруженные, аномоцитного, гемипарацитного и парацитного типов. Приспособление видов этой группы к аридным условиям осуществляется путем накопления влаги в тканях листьев, в том числе и в эпидерме, которая специализируется не только как защитная, но и как водозапасающая ткань.

Следовательно, строение эпидермы представителей сем. *Chenopodiaceae* отражает способ адаптации растений к аридным условиям обитания и специфично для каждой из названных выше структурно-адаптивных групп растений.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1585—1595. — *Бутник А. А.* Морфолого-анатомическое строение листа различноопушенных форм *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — В кн.: Материалы по физиологии и экологии растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966, с. 59—69. — *Василевская В. К.* Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. — Уч. зап. ЛГУ. Биология, 1940, № 62, вып. 14, с. 48—158. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1954.

182 с. — *Василевская В. К.*, *Антонова И. С.* К вопросу о пластичности строения листа. — В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Тр. биол. ин-та ЛГУ, 1978, № 27, с. 5—22. — *Василевская В. К.*, *Бутник А. А.* Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 992—1001. — *Гранитов И. И.* Растительный покров юго-западных Кызылкумов. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1964. 335 с. — *Доспехов Б. А.* Основы статистической обработки результатов исследования. М.: Колос, 1968. 336 с. — *Жапакова У. Н.* Строение листьев черкезов (*Salsola richteri* Kar., *S. paletzkiana* Litv.). — В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1979, с. 55—62. — *Захаревич С. Ф.* К методике описания эпидермиса листа. — Вестн. ЛГУ, 1954, № 4, с. 65—75. — *Келлер Б. А.* Очерк растительности Кульджирской долины. — Тр. почв.-бот. эксп. переселенч. упр. Ч. 2. СПб, 1911. 209 с. — *Коровин Е. П.* Биологические формы и потребность в воде растительных видов аридной зоны. — Тр. САГУ. Биол. науки, 1958, вып. 136, кн. 32, с. 79—96. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. 452 с. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с. — *Мокеева Е. А.* К методике изучения анатомии листа. — Изв. АН УзССР, 1948, № 1, с. 18—26. — *Пайзиева С. А.*, *Рахимова Т.* Биология *Aellenia auricula* (Moq.) Ulbr. и *A. subaphylla* (C. A. M.) Aellen. — В кн.: Морфобиологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1972, с. 52—58. — *Пианки Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с. — *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 134 с. — *Радкевич О. Н.* Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. — Изв. ГБС, 1928, с. 420—450. — *Раскатов П. Б.* Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1980. 180 с. — *Рожановский С. Ю.* Сравнительная ксероморфность основных видов растений Усть-Урта. — Тр. Ин-та бот. АН УзССР. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1952, т. 1, с. 69—76. — *Рожановский С. Ю.* Анатомические особенности листьев *Salsola arbuscula* Regel и *S. arbusculiformis* Drob. как видовые диагностические признаки. — В кн.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 7—10. — *Свешникова В. М.*, *Бобровская Н. И.* Водный дефицит и абсорбция водяных паров надземными частями у растений Каракумов. — Пробл. освоения пустынь, 1970, № 5, с. 30—36. — *Снедекор Дж. У.* Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Колос, 1961. 503 с. — *Тимонин А. К.* О таксономическом «весе» признаков устьичного аппарата и эволюции этой структуры у цветковых. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1986, т. 91, вып. 1, с. 72—81. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Fahn A.* Some anatomical adaptation of desert plants. — Phytomorphology, 1964, vol. 4, N 1, p. 93—102. — *Inamdar I. A.* Development of stomata in vegetative and floral organs of some *Caryophyllaceae*. — Austral. J. Bot., 1968, vol. 16, N 3, p. 445—449. — *Inamdar I. A.*, *Gangadnara M.*, *Morge P. G.*, *Patel R. M.* Epidermal structure and ontogeny of stomata in some *Centrospermae*. — Feddes Rep., 1977, vol. 88, p. 465—475. — *Khatib A.* Contribution a l'etude anatomique, phylogenique et ecologique des Chenopodiacees de la Syrie. — In: Essai d'anatomie comparee. Mem. Fac. Sci. Montpellier pour l'obtention du Doctorat des Sciences Naturelles. Imp. Univ. Damask., 1959. 239 p. — *Lyshede O. B.* Structure of epidermal and subepidermal cells of some desert plants of Israel. *Anabasis articulata* and *Calligonum comosum*. — Israel J. Bot., 1977a, vol. 26, N 1, p. 1—10. — *Lyshede O. B.* Anatomical features of some stem assimilating the desert of Israel. — Bot. Tids., 1977b, vol. 71, N 3—4, p. 225—230. — *Lyshede O. B.* Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. — In: The plant cuticle. Papers Int. Symp. London, 8—11 Sept. 1980. London: Acad. Press., 1982, p. 87—89. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of dicotyledons. Oxford, 1950, vol. 2. 1500 p. — *Oppenheimer H. R.* Adaptation to drought xerophytysm. — Plant-water relationships in arid and semiarid conditions. Paris: UNESCO, 1960, vol. 15, p. 105—138. — *Paliwal G. S.*, *Gupta B. P.*, *Malasi C. B.* Structure and development of stomata in *Centrospermae*. I. *Amaranthaceae* and *Nyctaginaceae*. — Indian J. Forest., 1980, vol. 3, N 2, p. 135—139. — *Ramayya N.*, *Rajagopal T.* Classification of subsidiaries according to interstomatal space relationships. — Cur. Sci. (India), 1980, vol. 49, N 17, p. 671—673. — *Schield L. M.* Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. — Bot. Rev., 1950, vol. 16, N 8, p. 399—447. — *Seddon G.* Xerophytes, xeromorphus and sclerophyls: the history of some concepts in ecology. — Biol. J. Linn. Soc., 1974, vol. 6, N 1, p. 65—87. — *Stocker O.* Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency. — Plant-water relationships in arid and semiarid conditions. Paris: UNESCO, 1960, vol. 15, p. 60—104.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 10 V 1984.

SUMMARY

The leaf epidermal structure in 27 species from 15 genera of *Chenopodiaceae* family is described and its adaptive features are revealed in plants of different structural-ecological groups (blade-leaved xerophytes, scleromorphic and succulent plants). The degree of epidermal feature variation in the family and correlations between some of them are determined.

УДК 582.683.2 (571.651)

Б. А. Юрцев, А. А. Коробков, С. А. Баландин

ВИД ЦЕНТРАЛЬНОАЗИАТСКОГО РОДА *HEDINIA* (*BRASSICACEAE*) НА ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКЕ

B. A. YURTSEV, A. A. KOROBKOV, S. A. BALANDIN.
A SPECIES OF THE CENTRAL-ASIAN GENUS *HEDINIA* (*BRASSICACEAE*)
IN THE WESTERN CHUKOTKA

Анализ признаков недавно описанного из двух пунктов в тундровой части Анюйского нагорья нового таксона крестоцветных — *Hediniopsis czukotica*, с учетом данных морфолого-анатомического изучения растений третьей популяции — из Чукотского нагорья позволил установить, что под этим названием описан четвертый вид центральноазиатского рода *Hedinia*. Приводятся картосхема распространения видов этого рода и соображения о времени и палеогеографических условиях его расселения на севере Азии. Предлагается новая комбинация в ранге вида.

В конце августа 1980 г. участники Чаунского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР, проводившего полустационарные ботанико-географические исследования в среднем течении р. Пальяваам (в 6 км выше бывшего пос. Пальяваам), — С. А. Баландин и П. Ю. Жмылев собрали неизвестное растение из сем. *Brassicaceae*. Растение было обнаружено у южного подножия стены останцовых скал (протяженностью около 1 км), сложенных нижнетриасовыми андезитами и андезитовыми туфами, в месте сочленения подмываемых рекой щебнистых осыпей и подножия андезитовых столбов, на небольшой пологой площадке всего в несколько квадратных метров. Здесь временный крутопадающий водоток, функционирующий во время снеготаяния и выпадения дождевых осадков, намыл значительное количество мелкозема, смешанного со щебнем; одна из скал служит столовой хищных птиц, что, вероятно, обеспечивает периодическое азотистое удобрение участка. На упомянутой пологой площадке, по данным Баландина, было найдено с десяток вегетативных особей в фазе розетки, с дваждыперистыми седыми от опушения листьями, и лишь два плодоносящих образца (на одном, большем, сохранилось несколько засохших цветков близ верхушки соцветия). От остальных крестоцветных Чукотки, в том числе от *Smelowskia alba* (Pall.) Regel, растение броско отличалось несколько вздутыми, в очертании широкообратнояйцевидными (до почти округлых) стручочками, сильно сдавленными со стороны перегородки.

Попытки установить систематическое положение растения, которые предприняли авторы, пользуясь на первых этапах работы консультацией Р. В. Камелина, привели к последовательной смене следующих суждений: 1) новый род и вид из родства родов *Smelowskia* C. A. Mey. и *Hedinia* Ostenf.; 2) род *Smelowskia*, секция *Para-hedinia* Jurtz., Korobkov et Balandin, вид *S. czukotica* Jurtz., Korobkov et Balandin; 3) новый вид рода *Hedinia* — *H. tschuktschorum* Jurtz., Korobkov et Balandin. Растение неоднократно упоминалось как первоочередной объект охраны в публикациях по вопросам охраны редких растений Чукотки (Юрцев, 1982, 1984, 1986; Юрцев и др., 1985), упомянуто оно (как *Hedinia tschuktschorum*) и в автореферате кандидатской диссертации Баландина (1984), но публикация диагноза вида задержалась в связи с некоторыми не до конца выясненными вопросами характеристики нектарников: материал по цветкам в сборах с р. Пальяваам чрезвычайно скуден.

Между тем в 1985 г. то же растение было повторно, и притом дважды, собрано В. В. Петровским и Т. В. Плиевой в большом количестве экземпляров с цветками и плодами. Оба новых местонахождения расположены в тундровой части Анюйского нагорья (в верхнем течении р. Погынден — правого притока р. Малого Анюя, правого нижнего притока р. Колымы) на скалах-останцах, сложенных эффузивами среднего или кислого состава, близ устья р. Большой Куйвирыннет (12 VII) и выше, в 30 км близ устья ручья Лозникового (16 VII — тип и изотипы *Hediniopsis czukotica*). Местонахождение близ ручья Лозникового лежит в 300 км к западу от первого местонахождения растения — с р. Паляваам.

Итак, в настоящее время известны три обособленные географически и, как будет показано ниже, морфологически популяции нашего растения.

Растения с Анюйского нагорья были переданы коллекторами для изучения знатоку крестоцветных В. П. Бочанцеву и недавно описаны им в соавторстве с Петровским как новые род и вид — *Hediniopsis czukotica* Botsch. et Petrovsky (Бочанцев, Петровский, 1986). К сожалению, авторы рода и вида не упомянули про существование более раннего местонахождения того же растения — с Чукотского нагорья и не сравнили погынденские популяции с паляваамской.

Расхождение взглядов на родовую принадлежность растения (особый род *Hediniopsis* или же четвертый вид рода *Hedinia*) заставили нас критически рассмотреть те признаки, которыми авторы рода *Hediniopsis* обосновывают родовой статус нового таксона. В разграничении родов *Smelowskia* и *Hedinia* мы следовали монографической обработке Э. М. Величкина (1973, 1979), проведшего разностороннее морфологическое и анатомическое изучение всех представителей двух названных и ряда других близких родов.

Диагноз нового рода (Бочанцев, Петровский, 1986 : 1548) содержит подробное описание всего растения, в диагноз вида вынесены лишь количественные признаки. Отличия от ближайшего рода *Hedinia* приводятся в разделе «Родство», их четыре: «От рода *Hedinia* Ostenf. отличается жизненной формой (монокарпик с одиночным стеблем, покрытым под прикорневой розеткой остатками старых листьев), стручочками с постепенно закругленной верхушкой и у растений разных популяций со стороны створки то сильно (перегородка 1 мм шир., стручочек 6.5 мм шир.), то слабо сжатыми (перегородка 4.5 мм шир., стручочек 6 мм шир.), а также узким продольным тяжем на цельной перегородке» (цит. соч.: 1549).

Рассмотрим приведенные отличия по порядку.

1. По жизненной форме виды родов *Hedinia* и *Hediniopsis czukotica* очень сходны, хорошо отличаясь от типичных смеловский (тип рода — *Smelowskia alba* (Pall.) Regel). У видов рода *Smelowskia* каудекс обычно мощный, рыхловетвистый, одетый древеснеющими черешками отмерших листьев, цветонос простой или разветвленный лишь под соцветием. *Hedinia* и *Hediniopsis* свойствен слаборазвитый каудекс и цветоносы ветвистые, как правило, от самого основания (боковые цветоносы развиты в пазухах листьев базальной розетки и нижних стеблевых листьев). У *Hediniopsis czukotica* боковые цветоносы образуются в пазухах самых верхних листьев розетки и нижних и средних стеблевых (редко — только в пазухе средних стеблевых) и направлены косо вверх. У *Hedinia tibetica* (Thoms.) Ostenf. боковые цветоносы формируются в пазухах практически всех многочисленных листьев базальной розетки, они часто длиннее центрального цветоноса и отличаются от него лишь некоторым запозданием в фенофазе, почти не ветвятся, обычно сильно радиально отогнуты от главного побега и прижаты к субстрату; по жизненной форме и облику этот вид сходен с видами близкого рода *Sophiopsis* O. E. Schulz (озимые однолетники или двулетники?). В общих чертах различие облика *Hediniopsis czukotica* и *Hedinia tibetica* такое же, как у близких видов рода *Cochlearia* L. — *C. arctica* Schlecht. и *C. groenlandica* L.[1] При этом растения *Hediniopsis czukotica* до цветения

---

[1] Любопытно, что в двух сериях образцов *H. tibetica*, собранных Н. М. Пржевальским в северном Тибете в 1884 г. (LE), наряду с типичной формой с многочисленными радиально распластанными пазушными цветоносами представлены образцы с неразветвленным или почти неразветвленным центральным цветоносом и почти неразвитой базальной розеткой листьев. Обычно же ниже розетки листьев при основании цветоносов можно различить еще один небольшой годичный прирост с расставленными листовыми следами (без черешков).

могут пребывать в состоянии вегетативной розетки с многочисленными листьями в течение года, а возможно, и двух лет, о чем говорит наличие неразветвленного отрезка главного побега с частично сохранившимися черешками листьев; ниже его иногда различим еще один короткий прирост с листовыми следами (без сохранившихся черешков). Жизненная форма и облик *Hedinia altaica* Pobed. сходны с таковыми *H. tibetica*, но зацветание, очевидно, происходит на второй-третий год: у плодоносящих образцов нередко прослеживается прошлогодний отрезок главного побега с частично сохранившимися черешками розеточных листьев. У *H. mongolica* (Kom.) E. Velitczk. зацветание также, по-видимому, происходит на второй-третий год, боковые цветоносы по крайней мере иногда закладываются в пазухах отмерших листьев на прошлогоднем приросте главного побега (погруженном в нестабильный субстрат — галечниковый или щебнистый); боковые цветоносы косо вверх направлены, с восходящим основанием, разветвлены в нижней 1/4—1/3 части.[2]

Если у *Hedinia tibetica* кисти целиком олиственные, у остальных хединий и у *Hediniopsis czukotica* лишь самые нижние цветки имеют листовидные прицветники. Отсутствие у *Hediniopsis* и *Hedinia* характерного для смеловский мощного чехла из одревесневших черешков отчасти объясняется их недолговечностью (одно-двулетники или малолетники-монокарпики, или олигокарпики). Повторные цветение и плодоношение, по-видимому, возможны у *Hedinia mongolica* и у *Hediniopsis czukotica*.

Так, у обоих плодоносящих образцов *H. czukotica* с р. Паляваам (хранятся в Гербарии БИН АН СССР (LE) и Гербарии МГУ (MW)) ясно видна сформировавшаяся пазушная розетка прикорневых листьев, что говорит о предстоящих повторных цветении и плодоношении в следующем году (олигокарпичность). Моно- и олигокарпиками являются и виды рода *Hedinia*. Важнейшая их биологическая особенность — зацветание на 1-й или 2-й год жизни с расходованием большей части пазушных почек материнского побега на образование боковых цветоносов; несомненно отчасти поэтому розеточные листья *Hedinia* недолго сохраняются и в проводящих пучках их черешков не развита склеренхима (Величкин, 1973, 1979). Поскольку растения *Hediniopsis czukotica*, как правило, зацветают на второй-третий год, черешки листьев у них часто сохраняются при основании розетки листьев, образовавшихся в год цветения. Черешки листьев *Hediniopsis czukotica* имеют небольшое число склеренхимных элементов вдоль проводящих пучков — со стороны ксилемы (рис. 1, *6—7*). Как показали сравнительно-анатомические исследования Величкина (1979), у видов рода *Smelowskia* по этому признаку отмечается значительное варьирование: от мощного развития склеренхимной обкладки пучков со стороны ксилемы и флоэмы (цит. соч.: рис. 2, *А—В*) до очень слабого (рис. 2, *Г*, *Е*, *Ж*) или почти полного отсутствия склеренхимы (рис. 2, *З*).

Как мы видим, по жизненной форме центральноазиатские виды родов *Hedinia* и *Hediniopsis czukotica* очень сходны, тем более что виды рода *Hedinia* несколько варьируют по биоморфологическим признакам, а по ряду признаков *H. altaica* и особенно *H. mongolica* ближе к чукотскому таксону, чем к *H. tibetica*. Благодаря наличию слаборазвитой склеренхимы в проводящих пучках черешков листьев род *Hediniopsis* несколько ближе к роду *Smelowskia* (несомненно самому древнему и исходному), чем центральноазиатские виды рода *Hedinia*.

2. По форме терминальной части стручочков *Hediniopsis czukotica* занимает как раз промежуточное положение между *Hedinia tibetica*, а также *H. altaica*, у которых стручочки наверху округло-усеченные, иногда слабовыемчатые, и *H. mongolica*, у которого стручочки наверху и в основании почти конически сужены («острые» — Грубов, 1982 : 133; табл. LXVII, рис. 307), но иногда постепенно закругленные; у *Hediniopsis czukotica* стручочки наверху постепенно закругленные, у основания столбика резко оттянутые в кратчайший двустворчатый носик (то же иногда отмечается у *Hedinia altaica*, реже у *H. tibetica*),

---

[2] У типового образца *H. mongolica* (*Smelowskia mongolica* Kom.) из западного Хангая (берег левого притока р. Загистай в лесу на горе, 26 VII 1895, E. Klementz, LE) каудекс более мощный, цветение особи продолжалось в течение нескольких лет.

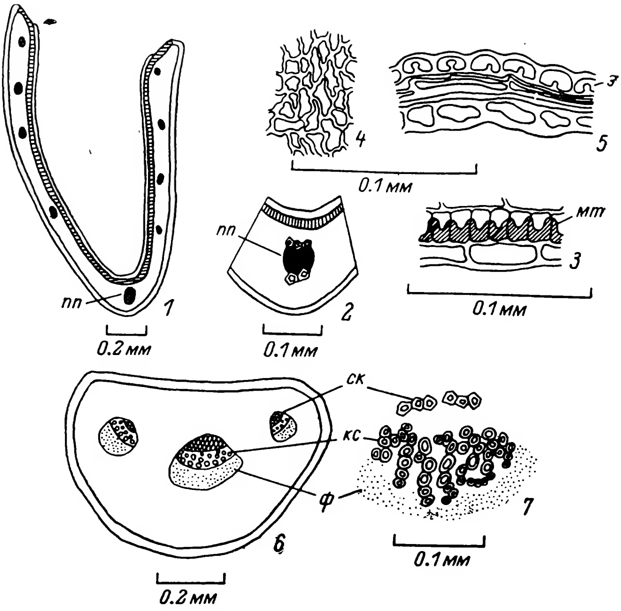


Рис. 1. Некоторые анатомические особенности *Hedinia czukotica* (популяция из района среднего течения р. Паляваам).

1 — схематический поперечный срез створки стручочка, *2* — срез килевой части створки стручочка, *3* — эпидерма и одревесневший субэпидермальный слой внутренней стенки створки стручочка, *4* — фрагмент эпидермы перегородки стручочка, *5* — эпидерма и субэпидермальный слой семенной кожуры, *6* — схематический срез черешка листа (в средней части), *7* — схематический срез центрального проводящего пучка черешка. *э* — эпидерма, *мт* — механическая ткань субэпидермального слоя, *пп* — проводящие пучки, *ск* — склеренхимные клетки, *кс* — ксилема, *ф* — флоэма.

но они варьируют от прикругленно-усеченных до постепенно суженных (тип рода *Hediniopsis*). Столь же непостоянны форма и основания стручочков. Провести по этим признакам разграничение двух родов невозможно.

3. В качестве третьего родового отличия авторы рода *Hediniopsis* выдвигают межпопуляционный полиморфизм *H. czukotica* по одному из признаков, по которым разграничивают близкие роды *Hedinia* и *Smelowskia*: у первого створки обычно сильно сжаты с боков (в плоскости перегородки, перегородки узкие, около 1 мм шир.), у второго они сильнее сжаты со спинки, перегородки значительно шире. Впрочем, у отдельных американских видов рода *Smelowskia* — *S. ovalis* Jones, *S. pyriformis* Drury et Rollins — намечается тенденция к переходу от стручков к стручочкам одновременно со сжатием створок с боков (в плоскости перегородки), хотя и не столь сильным, как у типичных представителей рода *Hedinia*. То, что у *Hediniopsis czukotica* наблюдается (от популяции к популяции) варьирование в сжатии створок с боков от сильного (перегородка 1 мм шир., как у видов рода *Hedinia*) до очень слабого (перегородка 4.5 мм шир., стручочек — 6 мм), еще более снижает значение этого признака для разграничения родов в данной группе. В то же время ясно, что и по данному признаку *H. czukotica* в среднем несколько ближе к роду *Smelowskia*, чем центральноазиатские виды рода *Hedinia*, у которых случаи расширения перегородки (до ланцетной) также отмечаются, но гораздо реже.

4. Мы не смогли подтвердить 4-й признак рода *Hediniopsis* (наличие узкого продольного тяжа на цельной перегородке) в доступном нам материале, включающем все аутентики *Hediniopsis czukotica* и оба образца того же вида с р. Паляваам. У популяции с р. Большой Куйвирыннет перегородка устойчиво имеет вид узкой оторочки вдоль рамки, перегородка с крупной центральной перфорацией. У типовой популяции (с ручья Лозникового) стручочков с цельной перегородкой мы также не нашли — обычно имеются несколько крупных перфораций и фрагменты перегородки. Наиболее часто перегородка сохранилась в материале с р. Паляваам, но и там даже узкий тяж не просматривается. Вероятно, тяж был обнаружен авторами рода *Hediniopsis* в единичных стручочках у типовой популяции. Этот признак (даже если бы он был постоянным),

не является показателем родового ранга в данной группе, поскольку центральный тяж в перегородке (из ориентированных вдоль продольной оси стручочка клеток) присутствует у одного из типичных видов рода *Smelowskia* — *S. pectinata* (Bunge) E. Veliczk., но не свойствен многим другим его видам.

Итак, ни один из рассмотренных признаков не дает оснований разделить *Hediniopsis czukotica* и центральноазиатские виды рода *Hedinia* на правах самостоятельных родов или даже секций. По немногим признакам (наличие в черешках листьев вдоль проводящих пучков слаборазвитой склеренхимы; иногда — меньшая сжатость стручочков в плоскости перегородки) *Hediniopsis czukotica* несколько менее далеко отстоит от (исходного) рода *Smelowskia*, чем известные виды рода *Hedinia*.

Однако по целому комплексу существенных признаков *Hediniopsis czukotica* тесно примыкает к видам рода *Hedinia* и может быть вместе с ними противопоставлен представителям рода *Smelowskia* (в монографической трактовке Величкина, 1979): 1) основные особенности биоморфы — моно- или олигокарпичность, слаборазвитый или неразветвленный каудекс, сильное ветвление центрального цветоноса обычно от самого основания; 2) строение нектарников (Бочанцев, Петровский, 1986); 3) характер волосков — преобладание простых, в примеси 2—4-конечные; 4) плод — стручочек со створками, обычно сильно сжатыми с боков (о варьировании по этому признаку говорилось выше); 5) киль створки стручочка хорошо развит, проводящий пучок его со склеренхимной обкладкой со стороны ксилемы и флоэмы (рис. 1, *7*); 6) механическая ткань внутренней части створки плода из округлых субэпидермальных клеток, у которых утолщены и одревеснели лишь внутренняя тангентальная и (частично, с внутренней стороны) радиальные оболочки, полость клеток остается достаточно широкой (рис. 1, *3*); 7) клетки эпидермы перегородки стручочка с утолщенными извилистыми стенками, расположены беспорядочно (рис. 1, *4*); 8) клетки эпидермы семенной кожуры все с выпячиваниями внутренней тангентальной оболочки в полость клетки (рис. 1, *5*).

Таким образом, баланс сходств—различий *Hediniopsis czukotica* относительно известных видов родов *Hedinia* и *Smelowskia* определенно складывается в пользу сближения родов *Hediniopsis* и *Hedinia*; близость эта столь велика, а различия так незначительны, что мы считаем более правильным включить чукотский вид в состав рода *Hedinia*:

Hedinia czukotica (Botsch. et Petrovsky) Jurtz., Korobk. et Balandin, comb. nov. — *Hediniopsis czukotica* Botsch. et Petrovsky, 1986, Бот. журн., 71, 11: 1549. — *Hedinia tschuktschorum* Jurtz., Korobk. et Balandin, 1984, в Баландин. Сухие щебнистые горные тундры Чукотки: 13 (nom. nud.); Юрцев, Катенин, Коробков, 1985, Сообщества Крайнего Севера и человек: 250 (nom. nud.).

Учитывая некоторую обособленность чукотского вида от центральноазиатских, вполне объяснимую масштабом дизъюнкции и различием ландшафтно-климатических условий, *H. czukotica* можно выделить в особый (формально — монотипный, см. ниже) ряд:

Ser. Hediniopsis (Botsch. et Petrovsky) Jurtz., Korobk. et Balandin, stat. nov. — Genus *Hediniopsis* Botsch. et Petrovsky, 1986, Бот. журн., 71, 11 : 1548.

Боковые цветоносы в пазухах только верхних листьев базальной розетки, а также нижних и средних стеблевых листьев центрального цветоносного побега, обычно косо вверх направлены; вдоль проводящих пучков черешков прикорневых листьев имеется небольшое число склеренхимных клеток (со стороны ксилемы). Семяпочек в стручочке 24—40. Створки части (иногда большинства) стручочков несильно сжаты с боков.

У видов типового ряда, ser. *Hedinia*, боковые цветоносы образуются в пазухах всех или большинства листьев базальной розетки, иногда также в нижней части центрального цветоносного побега, они сильнее отклонены от последнего, часто радиально простертые или восходящие; склеренхимные клетки вдоль проводящих пучков в черешках отсутствуют; семяпочки несколько менее многочисленные (по Величкину: 16—26). Створки стручочков всегда сильно сжатые с боков.

Сопоставление растений трех известных в настоящее время популяций выявило значительные межпопуляционные различия, причем каждая из популяций узнается по характерному сочетанию признаков. Если бы эти комбинации признаков были выдержаны на сколько-нибудь значительной площади, то можно говорить о существовании трех рас или близких видов. Однако мы имеем дело с тремя очень малочисленными популяциями-изолятами.

Значительное межпопуляционное варьирование при малых размерах популяций и их пространственной изолированности (30 и 300 км) характеризует *H. czukotica* как вид реликтовый.

Остановимся на особенностях каждой из трех популяций.

1. Среднее течение р. Паляваам. Популяция наиболее малочисленная (в момент наблюдений — около 10 имматурных особей в фазе розетки и только 2 плодоносящих образца) и занимает площадку в несколько квадратных метров в нижней по течению части массива останцов (подробнее см. выше); обследование всего массива с целью обнаружить другие скопления особей не дало результата. Жизненность особей, судя по низкорослости плодоносящих образцов, здесь самая низкая, черты ксероморфизма проявляются наиболее сильно (густое седое опушение стеблевых листьев со значительным участием ветвистых волосков). Лопасти листьев и их доли обычно широкие, закругленные, лишь у 1—2 верхних стеблевых листьев — с более узкими и длинными долями. Цветоножки при плодах косо вверх направленные, несильно отклоненные от оси соцветия. Стручочки в очертании овальные или почти округлые (со стороны перегородки), наверху плавно закругленные, реже коротконические или почти усеченные; створки довольно сильно сжатые с боков, перегородки от линейно-ланцетных или продолговато-ланцетных до широколанцетных или широкообратноланцетных, в редчайших случаях продолговатые или яйцевидные, с (1) 2 (3) крупными перфорациями, в остальном цельные; семяпочки в числе 20—32 (менее многочисленные). Зрелые семена до 1.3 мм дл. (несколько крупнее, чем у погынденских популяций), буровато-коричневые, мелкоячеистые — ячейки в продольных рядах. У обоих собранных образцов 2n=24 (определения П. Г. Жуковой и А. К. Сытина). Лепестки (у засохших верхних цветков кисти) с эллиптической пластинкой, постепенно суженной в довольно длинный ноготок.

На щебнистой осыпи ниже подножия скал обычна *Artemisia kruhsiana* Bess. subsp. *kruhsiana*; еще ниже найдено скопление особей американского криоксерофита *Erigeron compositus* Pursh (крайне западное местонахождение в Азии); ниже и выше по течению (за пределами стены останцовых скал) встречены крупные участки реликтовых степных сообществ с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard и *Carex duriuscula* C. A. Mey. (Юрцев, 1986). Само местонахождение приурочено к восточной оконечности Западно-Чукотского округа Континентально-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области: здесь нащупаны восточные границы целой плеяды характерных для Западной Чукотки видов. В локальной флоре отмечено около 400 видов (что контрастирует с обедненностью локальных флор северо-западных отрогов Чукотского нагорья у восточного побережья Чаунской губы). Восточнее района начинается массивная центральная часть Чукотского нагорья со следами значительного оледенения в позднем плейстоцене; западнее (но включая и район местонахождения) рельеф образован чередованием низкогорных гряд и широких межгорных долин, следов сплошного оледенения не обнаружено. Район расположен в зоне сопряжения геологических структур Охотско-Чукотского вулканического пояса (на выходах обогащенных основаниями андезитов найдено и наше растение) со структурами Чукотской складчатой области (здесь преобладают выходы кислых осадочных пород, прерванные крупными интрузивными телами гранитов и гранитоидов).

2. «Типовая» популяция (популяция, из которой выбран тип вида) расположена в 300 км к западу, в северо-центральной части Анюйского нагорья на гористом левобережье р. Погынден (верховья) близ устья ручья Лозникового. По сообщению Петровского и Плиевой, эта локальная популяция вида довольно многочисленна, причем имматурные особи в стадии розетки листьев значительно преобладают над плодоносящими, которых здесь также немало. Растение обнаружено на вершинах и карнизах юго-восточной стороны останцовых скал, менее высоких и монолитных, чем в местах распространения двух других популяций, вместе с *Poa arctostepporum* Jurtz. et Probat. и еще неиденти-

фицированным видом рода *Roegneria*. Останцовые гряды по происхождению — субвулканы (эффузивы среднего или кислого составов), окруженные выходами мезозойских кислых осадочных пород. Судя по обилию особей (в том числе генеративных), высоте цветоносов (в том числе их разветвленной части), жизненность вида в данном локальном местонахождении выше, чем в остальных (особенно, чем в пalявaамском). Облик растения (как и в третьем местонахождении) менее ксероморфный, листья более зеленые (в разреженном опушении преобладают простые волоски); в отличие от двух остальных популяций конечные (т. е. последнего — II или III — порядка) доли розеточных и стеблевых листьев линейно-ланцетные, более узкие и длинные, острые или островатые (не притупленные или закругленные). У генеративных особей боковые, косо вверх направленные, увенчанные соцветием ветви сосредоточены обычно в нижних 1/3—1/2 главного стебля, однако у отдельных особей боковые ветви отходят только в середине стебля или даже несколько выше середины, причем самая нижняя ветвь иногда запаздывает в фенологическом развитии и ее соцветие находится еще в фазе цветения, когда на центральном цветоносе и верхних 2—3 ветвях уже сформировались плоды нормального размера. Базальная розетка ее главного (полурозеточного) цветоносного побега состоит из многочисленных листьев, из которых лишь самые верхние обычно несут пазушные цветоносные побеги. О хорошем жизненном состоянии особей данной популяции свидетельствует также значительная утолщенность оснований главного корня и центрального цветоносного побега; наряду с этим типовая серия образцов включает особи с тонким корнем и цветоносом, последний несет всего 2—3 ветви в средней части. По жизненной форме и общему облику растения обеих погынденских популяций напоминают *Cochlearia arctica* Schlecht. Цветоножки у растений типовой серии (как и у второй популяции *H. czukotica* с р. Погынден) часто сильно отклоненные от оси кисти, искривленные, нижние 2 цветка кисти — в пазухах листовидных прицветников с простой неравномерно-лопастной пластинкой. От остальных популяций «типовая» хорошо отличается наиболее крупными (до 12.5 мм дл.), эллиптическими или эллиптически-продолговатыми, реже широкообратноланцетовидными стручочками, всегда сильно сжатыми с боков, обычно постепенно закругленными наверху и в основании (реже с почти клиновидным основанием). Перегородки от линейно-ланцетных (1 мм шир.) до ланцетно-продолговатых или широкообратноланцетных, обычно с несколькими крупными перфорациями, реже с одной очень крупной центральной; семяпочек 30—40 в стручочке (как и у третьей популяции). 2n=24.

3. Третья популяция обнаружена на гористом правобережье р. Погынден в 30 км ниже по течению от предыдущего местонахождения, близ устья р. Большой Куйвирыннет. По сообщению Петровского и Плиевой, условия произрастания сходны с таковыми «типовой» популяции, но обилие растения меньше, чем в районе устья ручья Лозникового. Ниже подножия останцовых скал на склоне к р. Погынден обильно произрастает *Artemisia laciniatiformis* Kom., найденная и в районе палявaамского местонахождения; в обоих пунктах известны также реликтовые нахождения *Eritrichium sericeum* (Lehm.) A. DC. s. str.

Лопасти листьев у растений третьей популяции с притупленными или закругленными широкими долями (сходство с палявaамским растением). В пазухах нижних прикорневых листьев некоторых особей с сильноразветвленным цветоносом иногда закладывается розеточный побег возобновления. Цветоножки при плодах обычно сильно отклоненные от оси кисти, иногда искривленные. Лепестки с широкообратнояйцевидной пластинкой — сходство с «типовой» популяцией и отличие от палявaамской. Но основное своеобразие данной популяции состоит в сочетании короткоэллиптических (реже почти округлых или широкообратнояйцевидных — сходство с палявaамским растением) стручочков со слабо сдавленными с боков створками; перегородки обычно также короткоэллиптической формы (редко продолговато-ланцетные), в виде узкой оторочки вокруг центральной перфорации. По указанному признаку данная популяция значительно отклоняется от морфологического типа *Hedinia* (сильно сдавленные с боков створки, перегородки ланцетно-линейные, около 1 мм шир.), хотя отдельные стручочки имеют сильно сдавленные створки.

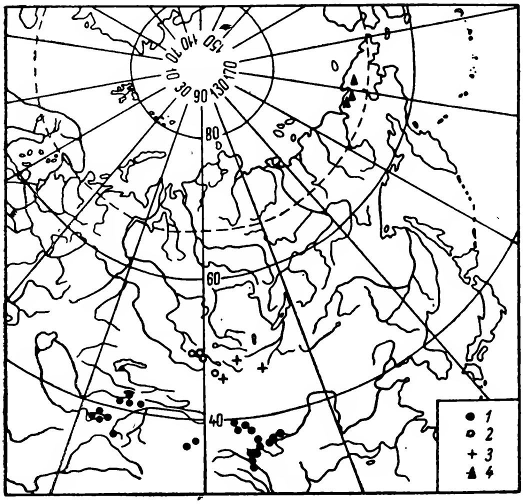


Рис. 2. Распространение видов рода *Hedinia.*

1 — H. tibetica, 2 — H. altaica, 3 — H. mongolica, 4 — H. czukotica.

Итак, даже без статистической обработки массовых промеров три известные сейчас популяции *Hedinia czukotica* хорошо отличаются сочетанием признаков, впрочем, выраженность каждого признака у разных особей одной популяции, как правило, неодинакова (крайние варианты перекрываются). Едва ли рассмотренные признаки имеют приспособительный характер. Есть все основания приписать перекомбинацию признаков в трех популяциях-изолятах действию случайных, генетико-автоматических процессов (генному дрейфу). Замечательно, что в сферу этих процессов оказался вовлечен один из признаков, отличающих род *Hedinia* от «материнского» более древнего рода *Smelowskia.* Вероятно, у предка *H. czukotica* сдавленность створок с боков была выражена слабее, чем у южных видов рода *Hedinia* (особенно *H. tibetica* и *H. altaica*), и признак этот существенно варьировал; очень слабую сжатость створок у куйвирыннетской популяции мы склонны считать вторичным, возвратным уклонением, тем более что она сочетается с нехарактерными для смеловский укороченными стручочками и редукцией перегородки до краевой узкой оторочки, а также с более многочисленными семяпочками.

В заключение кратко остановимся на проблеме взаимоотношений чукотского вида рода *Hedinia* с центральноазиатскими видами и на вероятной истории расселения рода *Hedinia* в Северной Азии.

Род *Hedinia* (даже с включением в него *Hediniopsis*) не выходит за пределы Азии (рис. 2); как убедительно показано Величкиным (1979), он происходит от азиатско-североамериканского, более древнего рода *Smelowskia.* Не все современные авторы признают родовую самостоятельность *Hedinia.* По мнению Р. В. Камелина (личное сообщение), род *Hedinia* мог бы быть включен в род *Smelowskia* на правах отдельной секции — вместе с *H. czukotica*; последний вид по двум признакам (меньшая сдавленность створок стручочка с боков и присутствие склеренхимы вдоль проводящих пучков черешков), вероятно, ближе, чем 3 южных вида к предковой форме рода *Hedinia.* Компактность рода *Hedinia* и его производность от рода *Smelowskia* не дают оснований предполагать значительную древность первого таксона — едва ли он обособился от рода *Smelowskia* раньше позднего плиоцена — раннего плейстоцена.

Ареалы трех южных видов (рис. 2, *1—3*) в основном приурочены к горным хребтам и высоким плато, окаймляющим пустынные и пустынно-степные равнины Центральной Азии (в основном к северу от Тибета, но с включением его северо-восточной окраины) или окруженным аридными равнинами. *H. altaica* распространена в высокогорьях Юго-Восточного и Монгольского Алтая — в альпийском поясе: в высокогорных степях, на каменистых склонах, осыпях, россыпях, скалах. К ее ареалу примыкает ареал *H. mongolica*, распространенной в более восточной части Монгольского Алтая и в Центральном Хангае — в горно-степном и высокогорном (альпийском) поясах: по берегам речек, на галечниках, щебнистых и каменистых склонах, карнизах скал. Ареалы этих видов окаймляют аридные территории Центральной Азии с севера. Дизъюнктивный ареал *H. tibetica* локализован в широтно ориентированном поясе горных поднятий, составляющих северо-западное, северное и северо-восточное обрамление Тибета. Западный фрагмент ареала включает собственно Памир, область сыртов Тянь-Шаня и соседние районы Кашгарии (истоки Тарима у северного подножия хр. Каракорум; левобережье Тарима у южного подножия хр. Кокшалтау); центральный фрагмент приурочен к северным склонам и подножиям двух хребтов южнее хр. Алтынтаг (Центральный Кунь-Лунь); восточный фрагмент охватывает северо-восточные окраины Тибета и Цинхай (восточные отроги хр. Алтынтаг; верховья Хуанхе и Янцзы, включая берега озера Куку-Нор). Судя по этикеткам сборов, хранящихся в Гербарии Ботанического института АН СССР, местообитания *H. tibetica* разнообразны: каменистые и щебнистые склоны гор в альпийском поясе, сухие лёссовые склоны, пески разной степени увлажненности, рыхлые глины по берегам озер, песчаные берега рек, сухие луга, берега ручьев (в зарослях ив на перегнойной почве), старые стойбища; в основном это места с нестабильным субстратом и несомкнутым травяным покровом. На Памире, по сообщению С. С. Иконникова, вид весьма редок, одно из основных его местообитаний — засоленные глинистые такыры у берегов озер ледникового происхождения, на абсолютных высотах более 4 тыс. м; отмечается также на моренных всхолмлениях, каменистых склонах, лужайках на приречных песках и т. д. В целом подобный спектр экотопов согласуется с жизненной стратегией эксплерента, для которой характерны ускоренное прохождение жизненного цикла, недолговечность растений и активное семенное размножение. Именно эти биологические особенности отличают виды рода *Hedinia* от смеловский — типичных горных (петрофильных) травянистых многолетников-поликарпиков. Быстрая смена поколений — предпосылка к ускорению эволюции.

Импульсом к формированию биологического типа *Hedinia* могли послужить похолодание и иссушение климата внутренней Азии в позднем неогене—плейстоцене, связанные во многом с активизацией орогенных процессов, общим поднятием территории, оледенением горных хребтов и вызвавшие крупные палеогеографические перемены на огромных пространствах, перестройку растительного покрова. Виды рода *Hedinia* — криофиты, избегающие крайне аридных условий; пересечению хединиями сухих равнин и котловин, вероятно, благоприятствовали периоды более сильного оледенения горных хребтов внутренней Азии — при смещении путей западных циклонов к югу.

Открытие четвертого вида рода *Hedinia*, наименее обособленного от смеловский, на Крайнем горном северо-востоке Азии (в континентальном секторе — в районе северного окончания оси Якутского отрога Азиатского антициклона, в тундровой зоне) представляет флорогенетическую загадку; можно ли предположить, что род *Hedinia* впервые обособился от рода *Smelowskia* в высоких широтах? Такое предположение кажется маловероятным, поскольку условия Арктики неблагоприятны для существования одно-, дву- и малолетних монокарпических трав, играющих минимальную роль в биологическом спектре арктической флоры. Ареал *Hedinia czukotica* — осколочный, типично реликтовый; причем каждая из трех известных популяций вида успела (возможно, уже в реликтовом состоянии) пройти значительный путь дивергентной эволюции. Так или иначе, можно предположить, что предок *H. czukotica* (возможно, он же предок рода *Hedinia* в целом) сформировался к северо-востоку от современного ареала *H. mongolica*, в континентальных (по-видимому, гористых) районах Восточной Сибири и затем в один из отрезков богатого палеогеографическими переменами плейстоцена широко расселился на север — до нагорий Западной Чукотки, где и смог уцелеть в немногих изолированных пунктах на специфических экотопах. Временем широкого расселения вида в Северной Азии, скорее всего, были криоаридные эпохи позднего плейстоцена (Юрцев, 1981) — периоды широкого распространения ландшафтов холодных перигляциальных степей (Лавренко, 1981) и «тундростепей», ухода с зональной арены мшистой тайги и кустарничково-моховой и кочкарной тундры; временем перехода вида в реликтовое состояние, вымирания его на таежных и степных территориях, очевидно, стал голоцен.

В пользу высказанной гипотезы говорит не только общая приуроченность известных местонахождений *H. czukotica* к районам наибольшего остепнения тундровой зоны (в значительной степени за счет видов, общих с Забайкальем и Монголией, таких как *Festuca lenensis* Drob., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *C. pediformis* C. A. Mey.), но и существование во флоре севера Якутии и Континентальной Чукотки довольно разнообразной группы континентальных видов одно-, дву- и малолетних монокарпических трав-эксплерентов с резко дизъюнктивным распространением в северотаежных и тундровых районах; многие из них имеют близких сородичей (или сами встречаются) в Центральной и Средней Азии, а иногда и в континентальных районах Северной Америки, куда они проникли через Берингию. Таковы, например, *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. (в горах Центральной и Средней Азии — *A. mollissima* (C. A. Mey.) N. Busch, в Северной Америке — очень близкая *A. mollis* (Hook.) O. E. Schulz, на Чукотском п-ове — осколочные реликтовые популяции-изоляты: *A. bursifolia* var. *beringensis* Jurtz. и *A. tschuktschorum* (Jurtz.) Jurtz.), континентальный галофит *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz (также в Северной Америке), *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge (в Америке — близкая *Ch. nuttalii* Torrey et Gray), *Monolepis asiatica* Fisch. et C. A. Mey. (близкий вид — в Центральной Азии; в Северной Америке — *M. nuttalliana* (Schult.) Greene), *Draba nemorosa* L. (на Чукотке и Аляске — серия изолированных местонахождений на останцовых скалах), *Chenopodium glaucum* L. (на Чукотке и Камчатке — морфологически своеобразная форма на солончаках у термоминеральных источников; в Северной Америке — subsp. *salinum* (Standl.) Aellen) и др. Сходную жизненную форму и стратегию имеют арктические виды рода *Cochlearia* L., но их расселение в Арктике было связано с морскими побережьями в эпохи трансгрессий[3] в противоположность рассмотренной выше группе континентальных видов, избегающих побережий и несомненно активно расселявшихся в эпохи широкого осушения шельфа — в палеогеографической обстановке, резко контрастировавшей с современными тундровым и таежным ландшафтами. Многие из перечисленных видов сумели сохраниться в Чукотской тундре лишь на подножиях или карнизах останцовых скал (обычно с южной стороны) или на их вершинах — излюбленных местах питания и отдыха хищных птиц, удобряющих почву соединениями азота и фосфора. То, что эти растения смогли сохраниться лишь на единичных скальных массивах (в известной мере случайно), было предопределено их недолговечностью, исключительной зависимостью от семенной репродукции, подчас весьма затрудненной (для континентальных видов) в условиях тундрового климата, разрушением скал, уничтожением не успевших принести семена растений тундровыми грызунами или копытными, бактериальными или грибковыми поражениями и т. д. В период же активного расселения эти виды несомненно могли распространяться и по долинам, и межгорным котловинам.

Некоторые биологические и габитуальные отличия *Hedinia czukotica* от южных представителей того же рода (обычно более позднее зацветание — на 2-й или 3-й год; более слабая разветвленность базальной части центрального цветоносного побега — у южных видов почти все многочисленные листья прикорневой розетки имеют пазушные цветоносные побеги, последние обычно сильнее отклонены от главной оси или даже распростерты по субстрату), возможно, объясняются развитием чукотского вида при круглосуточном освещении (южные виды произрастают в условиях короткого дня). Проверить это предположение было бы нетрудно параллельным культивированием в камере с контролируемыми климатическими условиями. Пока еще не определено соматическое число хромосом у центральноазиатских видов рода *Hedinia*. Наконец, дальнейшему уточнению подлежит распространение всех видов данного рода. В частности, можно ожидать открытия новых местонахождений *H. czukotica* в Анюйском, Чукотском, Анадырском нагорьях, а возможно, и в более южных горных районах.

H. czukotica безусловно заслуживает включения в Красную книгу СССР и культивирования в северных ботанических садах; по возможности следует создать фонд семян всех известных популяций (со специальными условиями хранения).

---

[3] Таково же, очевидно, происхождение эндемичной для восточного побережья Чаунской губы *Suaeda arctica* Jurtz. et Petrovsky — чрезвычайно миниатюрного однолетника, близкородственного амфиатлантической приморской *S. maritima* (L.) Dumort.

ЛИТЕРАТУРА

Баландин С. А. Сухие щебнистые горные тундры Чукотки: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1984. 24 с. — *Бочанцев В. П.*, *Петровский В. В.* *Hediniopsis czukotica* (*Cruciferae*) — новый род и вид с Чукотки. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1548—1549. — *Величкин Э. М.* О взаимоотношениях родов *Smelowskia* C. A. Mey. и *Hedinia* Ostenf. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 2, с. 284—293. — *Величкин Э. М.* *Smelowskia* C. A. Mey. (*Cruciferae*). Критический обзор и отношение к близким родам. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 2, с. 153—171. — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Лавренко Е. М.* О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 313—327. — *Победимова Е. Г.* Новый вид рода *Hedinia* Ostenf. — Нов. сист. высш. раст., 1966, т. 3, с. 115—121. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые сообщества Чукотской тундры, нуждающиеся в охране. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой уничтожения экосистем. М., 1982, с. 30—33. — *Юрцев Б. А.* Вопросы охраны редких видов и растительных сообществ Чукотской тундры. — В кн.: Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар, 1984, с. 131—135. — *Юрцев Б. А.* Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 33. Владивосток, 1986, с. 3—53. — *Юрцев Б. А.*, *Катенин А. Е.*, *Коробков А. А.* Проблемы охраны ботанических объектов в Чукотской тундре. — В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985, с. 245—271.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1987.

SUMMARY

The morphological-anatomical analysis shows that under the name '*Hediniopsis czukotica* Botsch. et Petrovsky' (1986) the fourth species of a Central-Asian cryoxerophyte genus *Hedinia*, *H. czukotica* (Botsch. et Petrovsky) Jurtz., Korobk. et Balandin has been described. The three very small, strongly isolated, relic populations of a species, growing on separate buttes in the Anyuy Mts. and the western Chukotka Mts., differ from one another by a combination of characters, which can be attributed to gene drift. All of the *Hedinia* species are short-living, monocarpic herbs of 'ruderal' strategy, the probable ancestor of the genus being an old Asian-American genus *Smelowskia*, comprising only montane polycarpic perennials-petrophytes. A wider distribution of *Hedinia czukotica*, as well as some other monocarpic herbs of similar ecology, in the Eastern and North-Eastern Siberia could be characteristic of the cryoarid intervals of the Late Pleistocene within the tundra-steppe landscapes.

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 8

УДК 581.132.1

О. Г. Абдаладзе

CO_2-ГАЗООБМЕН РАСТЕНИЙ В СУБАЛЬПИЙСКОМ ПОЯСЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

O. G. ABDALADZE. CO_2-GAS EXCHANGE IN PLANTS OF SUBALPINE BELT OF THE CENTRAL CAUCASUS

На Центральном Кавказе (Казбегский р-н) с помощью инфракрасного газоанализатора изучены компоненты CO_2-газообмена растений, принадлежащих к различным жизненным формам, экологическим группам и феноритмотипам. Впервые в высокогорьях исследованы такие элементы CO_2-газообмена, как выделение CO_2 на свету (нереассимилированные доли фотодыхания и митохондриального дыхания на свету) и углекислотный компенсационный пункт. Выяснилось, что растения, произрастающие даже в относительно благоприятных климатических условиях субальпийского пояса в пределах одного сообщества, обнаруживают весьма разнообразные особенности CO_2-газообмена. Существенно различаются интенсивность и суточная динамика элементов CO_2-газообмена полукустарничков, кустарничков и травянистых луговых растений.

Как интегральное проявление жизнедеятельности растений CO_2-газообмен предоставляет возможность познать эколого-физиологический конституционный тип поведения вида (Larcher, 1980, цит. по: Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), выявить наиболее активные в отношении использования солнечной энергии растения, а также судить о важнейших механизмах адаптации к условиям существования.

Особый интерес представляет изучение CO_2-газообмена в высокогорьях, так как эти биомы отличаются своеобразным характером климата, рельефа, эдафических факторов и, что главное, многообразием экологических ниш даже в пределах ограниченной территории (Billings, 1979; Franz, 1979; Лархер, 1981).

Первые сведения о фотосинтезе высокогорных растений представлены еще G. Bonnier (1895). К настоящему времени изучение фотосинтеза и дыхания растений в высокогорьях имеет уже большие традиции. В этой связи следует отметить работы, проведенные в Швейцарских и Тирольских Альпах (Cartellieri, 1940; Pisek, 1960; Tranquillini, 1979; Larcher et al., 1981, и др.), высокогорьях Памира (Заленский, 1944; Семихатова, 1965, и др.) и Скалистых горах (Mooney, West, 1964; Billings et al., 1966; Caldwell et al., 1982, и др.). Однако как в отечественной, так и в зарубежной литературе до настоящего времени, за небольшим исключением (Абдаладзе, 1985), не было данных о таких компонентах CO_2-газообмена высокогорных растений, как выделение CO_2 на свету и углекислотный компенсационный пункт.

Целью нашей работы было изучение следующих элементов CO_2-газообмена растений: истинного фотосинтеза при естественной концентрации кислорода ($Ф^{21}_{ист}$), наблюдаемого фотосинтеза ($Ф_{наб}$), выделения CO_2 на свету (K_2), состоящего из нереассимилированных долей фотодыхания и митохондриального дыхания на свету, углекислотного компенсационного пункта (УКП), темнового дыхания (ТД), а также относительного содержания воды в ассимиляционных органах (СВ).

Исследования проводились в окрестностях Казбегской высокогорной экологической станции Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН ГССР (северный макросклон Центрального Кавказа, 42°48′ с. ш., 44°39′ в. д., 1850—2050 м над ур. м.) в период вегетации (май—сентябрь) 1982—1985 гг.

Для района исследований характерен умеренно влажный климат, с холодной зимой и прохладным летом. Среднегодовая температура воздуха 4.9 °С, среднедневная летняя 16° (абсолютный максимум 31°). Суточные колебания температуры воздуха — около 10°, изредка достигают 20°. Годовая сумма осадков 800 мм, среднемесячная норма осадков летом 90—100 мм. Относительная влажность воздуха летом выше (70—75 %), чем весной и осенью (около 60 %). В летний период наибольшее количество облачных дней отмечается в июле (60—65 %), в августе же наблюдается наибольшее количество безоблачных дней (до 70 %). Почвы субальпийских лугов характеризуются малой или средней мощностью профиля, повышенной щебнистостью и одернованностью (в среднем до 10 см). По химическим свойствам они кислые, средне- или высокогумусные, глубокогумусированные.

Материал и методика

Для исследований были выбраны 14 видов луговых и скально-осыпных растений (см. табл. 1), типичных для флоры данного района, принадлежащих к различным жизненным формам, экологическим группам и феноритмотипам.

CO_2-газообмен листьев изучали с помощью полевого инфракрасного газоанализатора Binos-1 (Leybold-Heraeus, Ханау, ФРГ), работающего в абсолютном режиме (погрешность измерения не превышает ±2 %). Для оценки компонентов CO_2-газообмена использовали метод определения констант скоростей фотосинтеза и дыхания в замкнутой системе (Быков, 1962). Измерения температуры воздуха и листьев (вне и внутри ассимиляционной камеры) производили медно-константановыми термопарами (SWG-48 Dural-N. S. W., Австралия) с диаметром спая 0.13 мм. Интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) измеряли микродатчиком потока фотонов Li-190 S (Li-COR, Линкольн, Небраска, США). Показания температуры и ФАР регистрировали посредством микроэлектротермометра Cer-Thermo (Австрия). Максимальное превышение температуры в ассимиляционной камере составляло 3 °С. Зависимость компонентов CO_2-газообмена от ФАР и температуры изучали при полном солнечном освещении с применением ультратермостата и светофильтров.

Интенсивность фотосинтеза и дыхания рассчитывали на 1 дм^2 одной стороны листовой пластинки. Экономический коэффициент CO_2-газообмена определяли по соотношению средних интенсивностей $Ф_{наб}$ и ТД. Величины дневной продуктивности фотосинтеза и суточного баланса CO_2-газообмена вычисляли путем планиметрирования кривых суточных изменений $Ф_{наб}$ и ТД. СВ в листьях определяли гравиметрическим методом.

Для исследования отбирали листья с одновозрастных экземпляров, наиболее представительных для данной фазы развития и произрастающих в типичных для вида условиях. Измерения CO_2-газообмена проводили с 8 до 20 ч включительно, с интервалами 2 ч. Интенсивность темнового дыхания изучалась сразу после захода солнца, в полночь и перед рассветом. Всего за время исследований было описано 1862 (дневных и суточных) хода и получено свыше 11 000 величин различных компонентов CO_2-газообмена.

Результаты и обсуждение

Изучение дневной и суточной динамики компонентов CO_2-газообмена высокогорных растений дает возможность на фоне часто и резко меняющихся факторов среды раскрыть некоторые стороны их продукционного процесса и адаптации к условиям существования. Как отмечает О. В. Заленский (1944), большие колебания фотосинтеза в течение дня можно рассматривать как характерную черту растений, хорошо приспособленных к условиям местообитания. У всех исследованных видов интенсивность ассимиляционной деятельности в течение дня подвержена значительным колебаниям. В этом отношении особенно выделяются бобовые (*Vicia alpestris*, *Trifolium ambiguum*, *T. fontanum*), у которых разница между дневными максимальными и минимальными величинами $Ф^{21}_{ист}$ составляет 32—44 мг·CO_2·дм^2·ч$^{-1}$.

Как показали наши исследования, у всех растений прослеживается сходный характер дневных изменений $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$. В большинстве случаев (80—85 % от всего числа наблюдений) интенсивность фотосинтеза наибольших значений достигает в предполуденное время (11—12 ч), а в дальнейшем постепенно снижается. В отличие от аридных условий Памира (Филиппова, 1959) в районе наших исследований, так же как в Альпах (Cartellieri, 1940), полуденная депрессия фотосинтеза выражена слабее. Значительный полуденный спад ассимиляционной деятельности отмечается сравнительно редко (15 % от всего числа наблюдений). В это время существенно повышается температура листьев (до 30—35 °C), разность температур лист—воздух достигает 8—10°, содержание воды в листьях снижается на 10—12 %. Следует отметить, что незначительному понижению содержания воды в ассимиляционных органах (на 3—5 %) не сопутствуют заметные изменения в интенсивности фотосинтеза.

Температурный стресс наиболее часто и отчетливо проявляется у *Daphne glomerata* и *Dryas caucasica*, распространение которых ограничено тенистыми и относительно влажными северными и северо-западными склонами. Изредка среди дня под воздействием высокой температуры (28—30 °C) и солнечной радиации (до 2500 мкМ·м$^{-2}$·с$^{-1}$) ассимиляция CO_2 у этих видов полностью прекращается и не возобновляется в течение 2—3 ч. Полуденный спад фотосинтеза довольно часто (40 % от всего числа наблюдений) отмечается также у злаков; у бобовых — крайне редко (до 15 % от всего числа наблюдений) и не имеет столь глубокого и продолжительного характера, как у других видов. Облигатный петрофит, хазмофит *Saxifraga juniperifolia*, очень слабо реагирует на дневные колебания температуры и ФАР, что наряду со стабильным содержанием воды в листьях (максимальный полуденный спад 3.5 %) можно рассматривать как особенность растения, обитающего на скалах преимущественно северной экспозиции.

Жизнедеятельность ранневесенне- и весеннецветущих растений (виды рода *Primula*) протекает в напряженных условиях среды. Невысокие дневные температуры воздуха и почвы, их значительные суточные колебания (до 10—15 °C), частые ночные и утренние заморозки (до —5°), нестабильный характер поступления ФАР, краткий светлый период дня, сильные ветры, несомкнутость травостоя и другие факторы оказывают существенное влияние на фотосинтез и дыхание растений этой экологической группы. Основная часть их фотосинтетической деятельности в течение дня проходит в виде коротких «вспышек», которые совпадают с наиболее благоприятными внешними условиями. Эти виды активно функционируют даже в таких климатических условиях, которые по своему характеру являются стрессовыми для летнецветущих растений. Так, интенсивность $Ф_{наб}$ *Primula amoena* под 8-сантиметровым рыхлым снежным покровом при температуре под снегом 4.2 °C и ФАР 550 мкМ·м$^{-2}$·с$^{-1}$ составляет 75 % от интенсивности $Ф_{наб}$ растений в местах, свободных от снега, и 46 % от максимальной величины. Для сравнения укажем, что подснежное поглощение CO_2 не наблюдается даже у активноассимилирующих видов бобовых, а у вечнозеленого *Daphne glomerata* и летне-зимне-зеленого *Saxifraga juniperifolia* его величина крайне низка (2—4 % от максимума). Интересно, что у дубравных эфемероидов при переменной облачности подснежная ассимиляция практически отсутствует (Горышина, 1969). По-видимому, ведущим внешним фактором в таких условиях является солнечная радиация, которая в высокогорьях весьма значительна.

Как показали наши исследования, выделение CO_2 на свету — K_2 — (% от $Ф^{21}_{ист}$) возрастает к полудню. С повышением интенсивности этого компонента CO_2-газообмена увеличивается и величина углекислотного компенсационного пункта, который в течение дня изменяется в пределах 30—150 ppm CO_2 (0.06—0.3 мг CO_2·л$^{-1}$).

В дневной динамике CO_2-газообмена довольно редко отмечаются случаи, когда при высокой температуре воздуха (выше 28—29 °C) и ФАР (2300—2500 мкМ·м$^{-2}$·с$^{-1}$) существенно снижается интенсивность $Ф_{наб}$, тогда как величина $Ф^{21}_{ист}$ изменяется незначительно. При этом сильно возрастает K_2 (до 70—80 % от $Ф^{21}_{ист}$), а УКП достигает 260—280 ppm CO_2. Зарегистрировано также несколько случаев, когда в разное время дня наблюдается выделение углекислого газа, а не его ассимиляция. Это явление отмечается как при низких, так и при высоких значениях ФАР, но исключительно при высоких температурах воздуха.

Изученные виды обнаруживают большие различия в максимальных интенсивностях $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$ (табл. 1). Виды, принадлежащие к вечнозеленому и летне-зимне-зеленому феноритмотипам, отличаются более низкими максимальными величинами $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$ по сравнению с летне-зелеными растениями. Примечательно, что у *Saxifraga juniperifolia*, растения с наименьшей величиной интенсивности фотосинтеза, ассимиляция наиболее часто (в 40 % случаев от всего числа наблюдения) осуществляется почти на уровне ее максимальной величины (с отклонением менее 20 %). У других же видов максимальная интенсивность ассимиляции зарегистрирована менее чем в 30 % наблюдений. Данные табл. 1 показывают, что виды с низкой величиной ассимиляционной деятельности выделяются более высокой средней относительной величиной K_2. Экономический коэффициент CO_2-газообмена (отношение средней интенсивности $Ф_{наб}$ к ТД) выше у растений с высокой интенсивностью ассимиляции (бобовые) или со сравнительно низкой величиной ТД (ранневесенне- и весеннецветущие виды).

Интенсивность $Ф_{наб}$ изученных растений можно оценить, сопоставив с данными для видов из других высокогорий и географических областей. Так, растения субальпийского пояса Центрального Кавказа обнаруживают более высокую максимальную интенсивность $Ф_{наб}$, чем виды из Арктики (8.3—19 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$; Moore et al., 1973; Tieszen, 1973; Лукьянова, 1984), не отличаются по этому показателю от растений Памира (до 40 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$; Глаголева, Филиппова, 1965) и Альп (5—30 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$; Cartellieri, 1940; Moser, 1973; Körner, 1982), но уступают растениям пустынь (до 78 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$; Вознесенский, 1977).

Как отмечалось выше, до настоящего времени не было сведений относительно выделения CO_2 на свету — K_2 — у растений в высокогорных условиях, поэтому наши данные мы сопоставили с результатами исследований, проведенными по аналогичной методике в арктоальпийской тундре (Хибины) и жаркой пустыне (Каракумы) на растениях с C_3-метаболизмом. Величина K_2 (% от $Ф^{21}_{ист}$) у изученных нами видов при дневной температуре 15—20 °С составляет 15—

ТАБЛИЦА 1

CO_2-газообмен растений в субальпийском поясе Центрального Кавказа

Вид	Максимальная интенсивность фотосинтеза		Средняя интенсивность $Ф_{наб}$	Среднее K_2, % от $Ф^{21}_{ист}$	Дневная продуктивность $Ф_{наб}$, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot дн^{-1}$	Суточный баланс CO_2-газообмена, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot сут^{-1}$	Экономический коэффициент CO_2 газообмена
	$Ф^{21}_{ист}$	$Ф_{наб}$					
	мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$						
Trifolium ambiguum Bieb.	50	39	21	18	140	120	12
T. fontanum Bobr.	39	35	17	19	120	110	10
Vicia alpestris Stev.	53	30	16	20	110	95	9.4
V. grossheimii Ekvtim.	39	29	16	20	112	96	9.5
Ranunculus elegans C. Koch	35	23	14	23	105	89	8.7
Plantago caucasica T. Pop.	40	32	14	23	95	77	7.7
Primula amoena Bieb.	31	24	13	26	60	54	9.5
P. algida Adam	39	30	15	24	70	63	10
P. macrocalyx Bunge	29	23	13	25	57	51	9.3
Hordeum violaceum Boiss. et Huet	29	18	8.0	24	67	56	8.0
Bromopsis riparia Rehm.	24	20	6.9	25	47	35	6.9
Saxifraga juniperifolia Adam	15	9.1	4.6	34	30	22	6.5
Dryas caucasica Juz.	17	16	6.8	32	36	26	7.5
Daphne glomerata Lam.	19	16	5.0	35	34	26	7.1

35 %, а у арктических и пустынных растений при 5—15 и 25—30° соответственно 5—20 и 17—44 % (Вознесенский и др., 1981; Вознесенский, 1986). Эти данные показывают, что доля $К_2$ в дневной динамике $СО_2$-газообмена во многом определяется температурой среды и во всех трех изученных биомах встречаются виды с низким и сравнительно высоким значениями этого компонента $СО_2$-газообмена.

Как показали наши исследования, интенсивности $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$ возрастают в фазе цветения, а УКП и $К_2$ не обнаруживают сколько-нибудь существенных изменений в связи с фенофазами. Нами изучены компоненты $СО_2$-газообмена листьев различного возраста, находящихся на одном побеге. Выяснилось, что наивысшую интенсивность $Ф^{21}_{ист}$, $Ф_{наб}$ и ТД имеют зрелые, полностью сформированные ассимилирующие органы, у молодых же листьев эти показатели выше, чем у старых. Старые листья отличаются наибольшей величиной $К_2$ (29—55 % от $Ф^{21}_{ист}$), а зрелые — наименьшей (20—31 %). Экономический коэффициент $СО_2$-газообмена у зрелых листьев высокий (7.4—17), а у молодых и особенно у старых — низкий (соответственно 1.7—7.8 и 0.6—2.4).

Изученные виды обнаруживают большое разнообразие в показателях дневной продуктивности фотосинтеза (табл. 1). Абсолютно максимальная величина дневной продуктивности $Ф_{наб}$ отмечена у *Trifolium ambiguum* (238 мг $СО_2 \cdot дм^{-2} \cdot дн^{-1}$). Интересно, что, несмотря на значительное различие в максимальной дневной продуктивности фотосинтеза между *Trifolium ambiguum* и *Saxifraga juniperifolia* (примерно в 5 раз), доля средней дневной продуктивности фотосинтеза от максимальной у этих двух видов практически одинакова — 58—61 %. Данный показатель позволяет судить об эффективности поглощения $СО_2$. В этом отношении выделяются виды рода *Primula* и *Ranunculus elegans* (77—85 %), а *Dryas caucasica* и *Daphne glomerata* обнаруживают наименьшие величины (34—42 %).

Отношение средней дневной продуктивности $Ф_{наб}$ к средней дневной продуктивности $Ф^{21}_{ист}$ выше у травянистых видов (до 82 %), чем у полукустарничков (до 68 %), что говорит о бóльших затратах на дыхание у последних. Если же выделить отдельно летне-зимне-зеленый и вечнозеленый виды, то у них эта величина составляет всего 54 %. Что же касается затрат на дыхание в ночное время, то у полукустарничков (*Saxifraga juniperifolia*, *Dryas caucasica*, *Daphne glomerata*) они составляют 25 % от дневной продуктивности $Ф_{наб}$, а у травянистых — 14 %. Из табл. 1 видно, что наивысшим суточным балансом $СО_2$-газообмена отличаются бобовые.

По данным Ю. С. Насырова (1962), у растений Памиро-Алая (Гиссарский хр.) дневная продуктивность $Ф_{наб}$ составляет 30—280 мг $СО_2 \cdot г^{-1} \cdot дн^{-1}$. Результаты наших исследований (исключая бобовые), рассчитанные на единицу сухой массы, приблизительно такого же порядка (30—330 мг $СО_2 \cdot г^{-1} \cdot дн^{-1}$). Бобовые же обнаруживают более высокие величины (420—480 мг $СО_2 \cdot г^{-1} \cdot дн^{-1}$), которые несколько выше, чем у пустынных растений (300—420 мг $СО_2 \cdot г^{-1} \cdot дн^{-1}$; Вознесенский, 1977).

Виды из тенистых местообитаний (*Saxifraga juniperifolia*, *Dryas caucasica*) отличаются низким световым компенсационным пунктом, большим углом наклона световой кривой $Ф_{наб}$ в области крайне низких величин ФАР и низкой интенсивностью $Ф_{наб}$ на плато насыщения (табл. 2). Наибольшим светолюбием выделяется *Trifolium ambiguum* (насыщающая величина ФАР составляет 48 % от максимальной). Минимальная интенсивность ФАР, при которой еще отмечается усвоение $СО_2$ (9—28 % от максимума $Ф_{наб}$), весьма низка — 20—50 $мкМ \cdot м^{-2} \cdot с^{-1}$. Следует отметить, что в области светового насыщения $Ф_{наб}$ выделение $СО_2$ на свету (в % от $Ф^{21}_{ист}$) постоянно. Некоторое повышение (на 4—7 %) отмечается в области низких и высоких значений ФАР.

Как показали наши исследования, у полукустарничков верхняя температурная граница $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$ составляет соответственно 37—40 и 28—30 °С, а у травянистых видов — 42—47 и 34—45 °С. Наименьшая нижняя температурная граница $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$ обнаружена у *Saxifraga juniperifolia* (—5 и —4 °С). У этого вида интенсивность $Ф_{наб}$ при 0 °С составляет 18 % от максимальной, а у *Trifolium ambiguum* и *Dryas caucasica* — всего лишь 2—3.5 %. Остальные растения при нулевых и отрицательных температурах вообще не ассимилируют. Тене-

ТАБЛИЦА 2

Зависимость наблюдаемого фотосинтеза некоторых растений субальпийского пояса Центрального Кавказа от интенсивности ФАР при 20 °C

Вид	Световой компенсационный пункт, мкМ · $м^{-2}$ · $с^{-1}$	Угол наклона световой кривой, град	Интенсивность ФАР, насыщающая $Ф_{наб}$, мкМ · $м^{-2}$ · $с^{-1}$	Интенсивность $Ф_{наб}$ на плато насыщения, мг CO_2 · $дм^{-2}$ · $ч^{-1}$
Trifolium ambiguum	33	25	1150	33
Plantago caucasica	29	26	600	18
Primula amoena	29	28	720	18
P. algida	34	26	770	20
P. macrocalyx	28	30	690	16
Hordeum violaceum	26	33	550	15
Saxifraga juniperifolia	22	34	450	6.5
Dryas caucasica	20	36	450	12

выносливый вид *Dryas caucasica* отличается низкими величинами температурного оптимума $Ф^{21}_{ист}$ и $Ф_{наб}$ (8—17 и 9—16 °C). Напротив, *Trifolium ambiguum*, растение с очень широким экологическим ареалом, обнаруживает наиболее широкий диапазон оптимальной температуры (12—27 и 12—26 °C) для ассимиляции CO_2. *Saxifraga juniperifolia* также имеет широкий температурный оптимум (7—18 и 8—18 °C), но он сдвинут в область невысоких температур, которые характерны для экологической ниши этого вида. Доминант изучаемого фитоценоза *Hordeum violaceum* обнаруживает узкий диапазон температурного оптимума (12—19 и 13—18 °C), однако именно эта область температуры почти полностью совпадает с ее среднемесячными значениями в травостое за летний период. Температурный оптимум изменяется в течение периода вегетации. Так, у *Hordeum violaceum* в начале вегетации (май) отмечается глубокая депрессия фотосинтеза при температуре 20—22 °C, которая в фазе цветения (конец июня) является близкой к оптимальной.

Сопоставляя наши результаты с данными других авторов (табл. 3), можно отметить, что как в Арктике, пустыне и умеренной полосе, так и в высокогорьях встречаются виды с относительно низкой и относительно высокой верхней температурной границей. Нижний температурный предел $Ф_{наб}$ у растений в различных климатических условиях примерно одинаков. Это относится и к нижнему пределу оптимальной температуры. Ширина же оптимума определяется его верхней границей, которая у растений из жарких местообитаний (пустыни) более высокая.

ТАБЛИЦА 3

Зависимость наблюдаемого фотосинтеза растений от температуры (°C) в различных климатических условиях (при полном солнечном освещении)

Место исследований и жизненная форма растений	Нижняя температурная граница	Температурный оптимум	Ширина оптимума	Верхняя температурная граница	Литература
Арктика; травы, полукустарнички	—3	12—20	8	35—45	Tieszen, 1973; Larcher, 1984; Bauer et al., 1975
Жаркие пустыни; травы, кустарники, полукустарнички	от —5 до 10	12—38 (47)	26	27—55	Вознесенский, 1977
Лесостепи; травы	от —3 до 0	10—25	15	35—45	Bauer et al., 1975; Larcher, 1984
Высокогорья:					
Памир; травы	—5	15—20	5	30	Заленский, 1949
Тирольские Альпы; кустарники, полукустарнички, травы	от —5 до —3	12—22	10	43—46	Bauer, 1972; Grabherr, 1977; Körner, 1982
Центральный Кавказ:					
полукустарнички	от —4 до 0	8—18	10	28—30	Наши исследования
травы	от —2 до 0	12—26	14	34—45	

С повышением температуры возрастает и величина УКП. При этом чем светолюбивее растение, тем более пологим оказывается подъем первоначального участка (до 20 °С) температурной кривой УКП.

В области температур ниже 10 °С наиболее высокий экономический коэффициент CO_2-газообмена отмечается у *Saxifraga juniperifolia* и *Dryas caucasica*, а в области температур выше 25 °С — у *Trifolium ambiguum* и *Plantago caucasica*. Следует отметить, что при низких и высоких температурах величину экономического коэффициента CO_2-газообмена главным образом определяет интенсивность дыхания, а в области температурного оптимума фотосинтеза — интенсивность ассимиляционной деятельности.

В результате изучения различных компонентов CO_2-газообмена растений в высокогорьях Кавказа выяснилось, что виды, произрастающие даже в относительно благоприятных климатических условиях субальпийского пояса и, более того, в пределах одного растительного сообщества, имеют различные эколого-физиологические типы поведения. Они в первую очередь определяются жизненной формой растений. Так, полукустарнички *Dryas caucasica*, *Saxifraga juniperifolia* и кустарничек *Daphne glomerata* по сравнению с травянистыми растениями обнаруживают меньшие максимальные и средние величины $Ф^{21}_{ист}$, $Ф_{наб}$, дневной продуктивности фотосинтеза, суточного баланса и экономического коэффициента CO_2-газообмена, а также более высокие значения УКП, K_2 (в % от $Ф^{21}_{ист}$) и низкое дыхание (при одинаковых температуре и ФАР). Различия также во многом зависят от принадлежности растений к различным экологическим группам и феноритмотипам. Так, например, основной жизненной стратегией ранневесенне- и весеннецветущих растений (видов рода *Primula*) является их способность к усвоению достаточного количества CO_2 за короткий благоприятный для жизнедеятельности период дня. Характерной чертой этой экологической группы можно также считать несколько более повышенные дневные затраты на дыхание по сравнению с другими травянистыми растениями. Стабильно высокий уровень ассимиляционной деятельности бобовых (видов родов *Trifolium* и *Vicia*) дает им возможность активно конкурировать с другими видами (даже с доминантами) и этим определяет их широкое «представительство» в самых различных сообществах. Разнотравье и злаки, представители летнезеленого феноритмотипа, отличаются умеренными величинами всех компонентов CO_2-газообмена. Характерной чертой *Saxifraga juniperifolia* представляется низкая, но ровная, без резких суточных и сезонных колебаний интенсивность CO_2-газообмена, что можно рассматривать как своеобразный эколого-физиологический конституционный тип поведения облигатного петрофита и хазмофита.

ЛИТЕРАТУРА

Абдаладзе О. Г. Углекислотный газообмен растений в субальпийском поясе Центрального Кавказа: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тбилиси, 1985. 26 с. — *Быков О. Д.* К анализу кинетики газообмена растений на свету. — Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 4, с. 408. — *Вознесенский В. Л.* Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л.: Наука, 1977. 256 с. — *Вознесенский В. Л.* Об углекислотном газообмене растений. — Физиология растений, 1986, т. 33, вып. 2, с. 305—312. — *Вознесенский В. Л., Кремлев С. М., Юдина О. С.* Характеристика углекислотного газообмена растений Каракумов. — Физиология растений, 1981, т. 28, вып. 2, с. 377—385. — *Глаголева Т. А., Филиппова Л. А.* Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. — Пробл. бот., 1965, т. 7, с. 120—132. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с. — *Заленский О. В.* Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира. — Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1944, № 8, с. 9—33. — *Заленский О. В.* Изменения зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений. — Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1949, вып. 17, с. 3—7. — *Лархер В.* Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1114—1134. — *Лукьянова Л. М.* Характеристика ассимиляционной деятельности растений Хибин: Тез. докл. Всесоюз. конф. «Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей». Апатиты, 1984, с. 94—95. — *Насыров Ю. С.* Фотосинтез растений Анзобского перевала. — В кн.: Физиология травянистых растений. Тр. отд. физиол. и биофиз. раст. АН ТаджССР. Душанбе, 1962, т. 2, с. 108—125. — *Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г.* Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л.: Наука, 1984. 123 с. — *Семихатова О. А.* О дыхании высокогорных растений. — Пробл. бот., 1965, т. 6, с. 142—158. — *Филиппова Л. А.* Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. — Экспер. бот., 1959, сер. 4, вып. 13, с. 64—90. — *Bauer H.* CO_2-Gaswechsel

nach Hitzestress bei *Abies alba* Mill. und *Acer pseudoplatanus* L. — Photosynthetica, 1972, vol. 6, N 4, p. 424—434. — *Bauer H.*, *Larcher W.*, *Walker R.* Influence of temperature stress on CO_2-gas exchange. — In: Photosynthesis and productivity in different environments. Internat. biol. programme / Ed. J. P. Cooper. Cambridge, 1975, vol. 3, p. 557—586. — *Billings W. D.* Evolution, structure, operation and maintenance. — In: High Mountain Ecosystems / Ed. P. J. Webber. Westviw Press, 1979, vol. 12, p. 97—125. — *Billings W. D.*, *Glebsch E. E.*, *Mooney H. A.* Photosynthesis and respiration rates of Rocky Mountain alpine plants under field conditions. — Amer. Midl. Natur., 1966, vol. 75, N 1, p. 34—44. — *Bonnier G.* Recherches experimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. — An. Sci. Nat. Bot., 1895, 7th, ser. 20, p. 217—358. — *Caldwell M. M.*, *Robberecht R.*, *Nowak R.*, *Billings W. D.* Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in speeds from the Arctic-Alpine life zone. — Arch. Alp. Res., 1982, vol. 14, N 3, 195—202. — *Cartellieri E.* Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. — Sitzungsber Österr. Akad. Wiss., Mathem. naturwiss. Kl., Abt. 1, 1940, Bd 3, Hf 6, S. 95—143. — *Franz H.* Ökologie der Hochgebirge. Stuttgart, 1979. 490 S. — *Grabherr G.* Der CO_2-Gaswechsel des immergrünen Zwergstrauches *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. im Abhängigkeit von Strahlung, Temperatur, Wasserstress und phänologishen, Zustand. — Photosynthetica, 1977, vol. 11, N 3, p. 302—310. — *Körner Ch.* CO_2-exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influence by canopy structure, light and temperature. — Ecol. Plant. 1982, vol. 53, N 1, p. 98—104. — *Larcher W.* Ökologie der Pflanzen. Stuttgart: Engeu Ulmer, 1984. 403 S. — *Larcher W.*, *Siegwolf R.* Development of acute frost drought in *Rhododendron ferrugineum* at the alpine timberline. — Oecologia, 1985, vol. 67, N 2, p. 298—300. — *Larcher W.*, *De Moraes J. A. P. V.*, *Bauer H.* Adaptive responses of leaf water potential, CO_2-gas exchange and water use efficiency of *Olea europea* during drying and rewatering. — In: Components of productivity aspects / Ed. N. S. Margaris, H. A. Mooney. Boston; London: Dr. W. Junk Publishers, 1981, p. 77—84. — *Mooney H. A.*, *West M.* Photosynthetic assimilation of plants of diverse origin. — Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 8, p. 825—827. — *Moore R. T.*, *Caldwell M. M.*, *Tieszen L. L.* Gas exchange studies of four alpine tundra species at Niwot Ridge, Colorado. — In: Bliss L. C., Wiegolaski F. E. (eds.) — Intern. Biol. Progr. Tundra Biome. Proceed. Conference on Primary production and Production processes, Tundra Biome. Dublin: University of Alberta Printing Corvice, April, 1973, p. 211—217. — *Moser W.* Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station «Hoher Nebelkogel» (3184 m).:— In: Ökosystemforschung / Ed. H. Ellemberg. Berlin etc.: Springer, 1973, S. 203—223. — *Pisek A.* The nature of the temperature optimum and minimum of photosynthesis. — Bul. Res. Council., Israel, Sect. D, 1960, vol. 8, N 3—4, p. 285—289. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses. — Arct. Alp. Res., pt 1, 1973, vol. 5, N 3, p. 239—251. — *Tranquillini W.* Physiological ecology of the alpine timberline. — In: Ecological studies 31. Berlin: Springer, 1979. 137 S.

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси.

Получено 14 IV 1986.

SUMMARY

Infra-red analyser was used in the investigation of CO_2-gas exchange components of plants from the Central Caucasus (Kazbeg region). These plants belong to different life forms, ecological groups and phenorhythmotypes. CO_2 formation in light (nonreassimilated part of photorespiration and mitochondrial respiration in light) and carbonic acid compensation point were examined in the highlands for the first time. It was established that plants growing under relatively favourable climatic conditions of subalpine belt and even within one community revealed quite different ecologo-physiological constitutional types of behaviour. There are considerable differences in the intensity and circadian dynamics in elements of CO_2-gas exchange of semi-undershrubs, undershrubs and herb meadow plants.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 : 56 (113.4)

Н. С. Снигиревская

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ В ПОЗДНЕМ ДЕВОНЕ

N. S. SNIGIREVSKAYA. PHYTO-GEOGRAPHICAL ZONATION IN THE LATE DEVONIAN

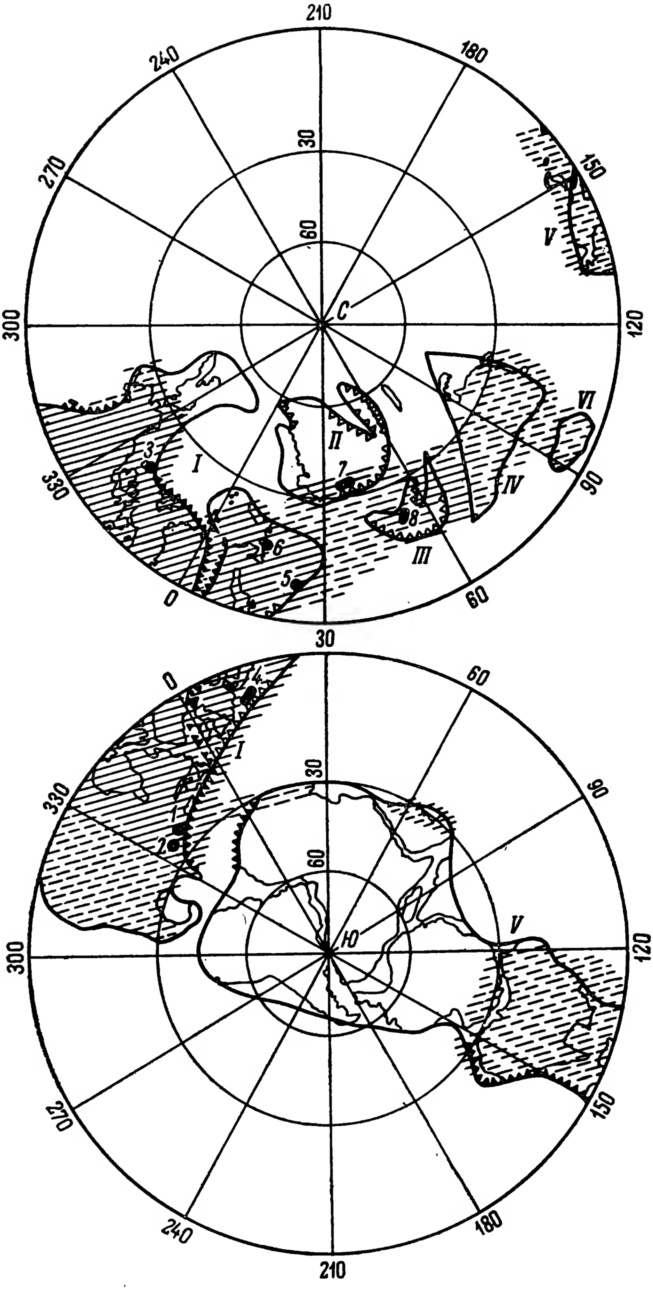
Нанесение находок древесин археоптерисовых на мобилистскую схему реконструкции палеоконтинентов показывает зональный характер первых лесных формаций и четкое проявление ботанико-географической зональности в позднем девоне.

Как известно, в позднем девоне Еврамерийский, Казахстанский и Китайский континенты, узкая полоса Сибирского континента, а также часть Гондваны находились в низких широтах (Зоненшайн и др., 1984; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б). Именно на низкие широты, т. е. экваториальный, субэкваториальные, а также тропические и субтропические (Beck, 1981) пояса, приходился ареал первых древесных растений — археоптерисовых. Широкое распространение их остатков практически во всех местонахождениях верхнедевонских ископаемых флор северного полушария было основанием для признания «циркумглобального» (Beck, 1981) характера распространения этой группы в позднем девоне.

Нанесение на мобилистскую схему (см. рисунок) находок древесин археоптерисовых (Lemoigne et al., 1983) как наиболее достоверных свидетельств лесных ландшафтов (даже без учета богатейших местонахождений отпечатков растений этой группы) показывает, что распространение лесных формаций позднего девона носило ярко выраженный зональный характер (Снигиревская, 1987). В соответствии с пространственным положением палеоконтинентов леса были сосредоточены в одном, преимущественно Восточном полушарии. «Циркумглобальным» оказалось распространение ископаемых находок археоптерисовых при современном положении материков.

Зональное распределение лесных формаций позднего девона является закономерным отражением физико-географической и климатической зональности Земли, прекрасно прослеживаемой в девоне по целому ряду других показателей. Так, например, на территориях нынешних Северной Америки и Восточной Европы положение экваториального климатического пояса в девоне «хорошо трассируется развитием латеритов и бокситов Тимана и Урала, протяженных рифовых массивов, слабокарбонатных красноцветов, высокомагнезиальных известняков и высоких значений среднегодовых температур, превышающих 25 °С» (Ушаков, Ясаманов, 1984б : 51).

До настоящего времени первое проявление ботанико-географической зональности в истории Земли связывают с ранним карбоном, но теоретически допускают ее уже в девоне (см., например, Вахрамеев, 1970; Буданцев, 1986). Немногочисленные попытки увидеть отражение климатической зональности в распределении флор девона (см., например, Obrhel, 1962) до сих пор не получили широкого признания. G. T. Creber и W. G. Chaloner (1984 : 54), ссылаясь на D. Edwards (1973), отмечают «Вообще распространение ископаемых растений в девоне мало что дает о широтном изменении характера растительности». В литературе господствует традиционное мнение об относительном однообразии флоры и растительности девона, в том числе позднего, и об отсутствии каких-



Находки древесин *Callixylon* и область распространения археоптерисовых лесных формаций позднего девона на мобилистских схемах, обобщенных для среднего и позднего девона (модифицировано по Ушакову, Ясаманову, 1984а).

Толстые линии — границы палеоконтинентов, *тонкие* — границы современной суши, *светлые треугольники* — активные континентальные окраины, *черные* — пояса столкновения континентальных блоков, *черные кружки и овалы* — местонахождения древесин археоптерисовых, *штриховка сплошными линиями* — достоверная область распространения лесов, *прерывистыми* — гипотетическая (интразональное разнообразие растительного покрова не рассматривается). Палеоконтиненты: *I* — Еврамерийский, *II* — Сибирский, *III* — Казахстанский, *IV* — Китайский, *V* — Гондвана, *VI* — Индокитай. Находки древесин: *1*, *2* — США (штаты Нью-Йорк, Огайо); *3* — о. Элсмира; *4* — Бельгия, ФРГ; *5* — Донбасс; *6* — Тиман; *7* — Тува, Хакасия; *8* — Казахстан.

либо свидетельств ботанико-географической зональности. Это мнение сложилось исторически в результате того, что на протяжении около полутора веков палеоботанические исследования проводились почти исключительно в средних и высоких широтах Северного полушария, т. е. в поле зрения исследователей флоры позднего девона в основном оказывались лесные формации с господством археоптерисовых. Предпринятая попытка рассмотрения находок древесин этих растений с учетом пространственного положения девонских континентов на мобилистских схемах показывает необходимость ревизии сложившихся представлений о флоре и растительности девона в свете новейших достижений теории глобальной тектоники. Она является надежным фундаментом не только при разработке схем палеофлористического районирования, но также для создания новой концепции ботанико-географической зональности в девоне.

ЛИТЕРАТУРА

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры бореальной области. — В кн.: Комаровские чтения.:Л.: Наука, 1986. 60 с. — *Вахрамеев В. А.* Ботанико-географическая зональность в геологическом прошлом и эволюция растительного мира. — В кн.: Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970, с. 332—343. — *Зоненшайн Л. П.*, *Кузьмин М. И.*, *Конанов М. В.*; *Городницкий А. М.* Палеозойские океаны: попытка абсолютных реконструкций. Палеоокеанология. — В кн.: XXVII Междунар. геол. конгр. М., 1984, т. 3, с. 35—45. — *Снигиревская Н. С.* К вопросу об охране местонахождений ископаемых растений. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 5, с. 694—705. — *Ушаков С. Н.*, *Ясаманов Н. А.* Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984а. 203 с. — *Ушаков С. Н.*, *Ясаманов Н. А.* Глобальные реконструкции климата и течений мирового океана в фанерозое. Палеоокеанология. — В кн.: XXVII Междунар. геол. конгр. М., 1984б, т. 3, с. 46—61. — *Beck C. B. Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. — In: Paleobotany, paleoecology and evolution / Ed. K. J. Niklas. New York, 1981, vol. 1, N 9, p. 193—230. — *Creber G. T.*, *Chaloner W. G.* Climatic indications from growth rings in fossil woods. — In: Fossils and climate / Ed. P. Brenchley. New York, 1984, p. 49—74. — *Edwards D.* Devonian flora. — In: Atlas of palaeobiogeography. Amsterdam: Elsevier, 1973, p. 105—115. — *Lemoigne I.*, *Iurina A.*, *Snigirevskaya N.* Revision du genre *Callixylon* Zalessky 1911 (*Archaeopteris*) du Devonien. — Palaeontographica, 1983, Abt. B, Bd 186, L. 4—6, S. 81—120. — *Obrhel I.* Klimatische Florenverteilung im älteren Devon (Vorläufige Mitteilung). — Věstn. Ustřed. ůstavu. geol., 1962, t. 37, N 3, S. 223—226.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 II 1987.

УДК 582.26 : 581.4

Бот. журн., т. 72, № 8

Н. И. Караева, С. К. Джафарова

К МОРФОЛОГИИ ДВУХ ВИДОВ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. KARAYEVA, S. K. DZAFAROVA. ON THE MORPHOLOGY OF TWO PENNATE DIATOM SPECIES (*BACILLARIOPHYTA*)

Приведены новые данные о морфологии панцирей *Thalassionema nitzschioides* и *Grammatophora marina*, полученные с помощью электронной микроскопии. На культуральном материале прослежен процесс морфогенеза панциря обоих видов. Отмечены особенности морфологии видов в связи с ростом в условиях культуры.

Thalassionema nitzschioides (Grün.) Hust. и *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. var. *marina* — довольно широко распространенные морские диатомовые из класса *Pennatophyceae*. Ультраструктура их изучена недостаточно полно, до сего времени в литературе имеются лишь отрывочные данные или только отдельные иллюстрации.

Объектами исследования послужили панцири упомянутых видов из планктона и бентоса Каспийского и Черного морей, а также клоновые культуры, выделенные С. К. Джафаровой: каспийский клон *Th. nitzschioides* и беломорский *G. marina* var. *marina*. Культуры выращивали при естественном освещении и комнатной температуре на питательной среде Гольдберга (*Th. nitzschioides*) и Аллена-Нельсона (*G. marina*). Пробы фитопланктона Черного моря любезно предоставлены сотрудником Одесского государственного университета Н. Е. Гусляковым, за что мы выражаем ему свою признательность.

Условия обработки панцирей для работы на электронных микроскопах как трансмиссионном (ТЭМ), так и сканирующем (СЭМ) изложены в нашей более ранней публикации (Джафарова, 1984).

В настоящей работе принята терминология Р. Росс с соавторами (1983), однако с некоторыми дополнениями. Так, у *Th. nitzschioides* велум, состоящий из кремнеземного бруска, мы в данной статье для удобства называем простой ротой. Сложной же предлагаем называть роту из трех и более брусков, уплощенных и смыкающихся над центром ареолы.

Thalassionema nitzschioides (Grun.) Hust.

Hustedt (1931—1959), Kiesel.: 244, fig. 725; Hasle, Mendiola (1967), Phycologia: 111—112, fig. 5, 11—17, 27—34, 39—44; Hasle (1973), Beih. Nova Hedw.: 172, fig. 13—16; Jousé, Kazarina (1974), Init. Rep. Deep Sea Drill., pl. 6, fig. 9—11; Атлас микроорганизмов. . . (1977), табл. 40, *20—21*; табл. 43, *17—18*; табл. 44, *19—20*; табл. 47, *20*; Montgomery (1978), Taxon. study. . ., pl. 197, E, F; Takano (1980), Syn. red-tide org.: 45, fig. A—F; Semina (1981), Bacill., pl. 5, fig. 22.

Световая микроскопия. Клетки с пояса линейные. Хлоропласты в виде зерен, многочисленные. Колонии звездчатые или зигзаговидные, концы клеток соединены друг с другом комочками слизи. Панцирь очень тонкий. Створки линейные с тупозакругленными или иногда сужающимися концами, 48—49 мкм дл., 3—3.5 мкм шир. Поверхность створки бесструктурна, только по краю расположены мелкие сильно преломляющие свет точки, 7—10 в 10 мкм, строение их неразличимо; у концов створки точки немного учащаются.

Электронная микроскопия. Панцирь с четырьмя бесструктурными ободками. Вальвокопула около 1.5 мкм шир., замкнута только на одном полюсе, конец ее слабо изогнут. На вальвокопуле имеется уступ по одному краю, на который накладывается край загиба створки. Плевра менее 1 мкм шир., состоит из двух неравновеликих фрагментов: длинного и более короткого — широкого, составляющего примерно 1/8 длинного.

Наружная поверхность створки с краевыми пороидными ареолами, расположенными на границе собственно створки и ее загиба (табл. I, *1*, *2*). Отверстия ареол окаймлены кольцевыми углублениями. Ареолы замкнуты ротой (у экземпляров из каспийской и черноморской популяций этого вида), представляющей кремнеземный брусок, отходящий от краев углубления и выступающий подобно арке над ареолой (табл. I, *3*, *4*). Строение роты на протяжении створки не всегда одинаково. Сложные роты обычно развиваются близ концов створки, тогда как на середине они чаще простые, хотя иногда эта закономерность нарушается (табл. I, *5*). По всей длине створки между ареолами расположены короткие шипики (табл. I, *2—5*), изредка единичные шипики встречаются и на остальной поверхности створки. Встречаются створки, на которых краевые шипики развиваются редко (табл. I, *4*, нижняя створка). На обоих концах створки, обычно чуть отступя от них, расположены двугубые выросты, имеющие вид очень короткой трубочки (табл. I, *2—4*, *6*, *7*). Если вырост сильно приближен к концу, то он сливается с ареолой и тогда можно видеть бруски роты, отходящие от трубочки выроста (табл. I, *6*).

На внутренней поверхности створки на границе загиба и собственно створки расположены отверстия ареол, а по концам створки — отверстия двугубых выростов — щели с невысокими утолщенными краями по обе стороны (табл. I, *8*). Направление щелей на концах одной створки может отличаться.

Панцири каспийского клона и из каспийского и черноморского фитопланктона почти не отличались по морфологии (табл. I, *9*, *10*). Мелкие их различия заключались в том, что на створках из природного материала шипики, кроме краевых, разбросаны в большом количестве по всей длине створки, а у экземпляров из культуры шипики были в основном краевыми и очень редко отдельные шипики отмечались и на середине створки (табл. I, *9*).

Влияние даже не очень длительного культивирования на морфологию панциря вызывало ряд изменений. Наблюдались панцири с нарушением равномерного расположения ареол у отдельных створок, в результате чего промежутки между ареолами становились неравновеликими. На отдельных створках, а точнее, на лицевой части створки образовывались неравномерно разбросанные сквозные перфорации (табл. I, *11*), увеличивающиеся в числе с длительностью срока культивирования; некоторые из этих перфораций имели простую роту (табл. I, *12*). При продолжительном культивировании изредка дополнительные перфорации располагались параллельно краевым ареолам, образуя второй ряд.

Это приводит к выводу, что дополнительные перфорации вне зависимости от их положения являются ареолами, но недоразвитыми, так как в большинстве случаев они лишены роты. На ротах краевых ареол в отдельных случаях появлялись один-два дополнительных шипика. Такие шипики обычно развиваются на ротах экземпляров из океанического планктона. Иногда роты состояли из четырех и более элементов (верхняя левая ареола на табл. I, *12*).

При длительном воздействии условий культуры у *Th. nitzschioides* возникают морфологические изменения, которые следует отнести к тератологическим, а именно появление единичных панцирей с асимметричными створками, обычно слабогетеропольной, кеглевидной формы или створками более широкими, чем в норме, несколько вздутыми на середине.

Культуральный материал позволил нам проследить процесс морфогенеза панциря. В процессе морфогенеза окремнение створок происходит, как обычно у диатомовых, неравномерно. Первоначально закладывается тонкая пластинка собственно створки с довольно крупными отверстиями по краям, на месте будущих ареол, и на концах ее с отверстиями будущих двугубых выростов (табл. I, *13*). Затем вокруг этой пластинки нарастает загиб створки и идет более сильное окремнение средней части створки в апикальном направлении и трансапикальных участков между будущими ареолами от одного края створки к противоположному (табл. I, *14*, *15*). Далее развивается вальвокопула, а на створке утолщаются края вокруг двугубых выростов. Лишь после этого над отверстиями ареол начинают закладываться бруски роты в виде тонких (сначала нитевидных) перекладин (табл. I, *16*), а в области пояска возникает плевра. В последнюю очередь окремневают трансапикальные участки, проходящие от одной ареолы к противоположной, и одновременно идет процесс утолщения брусков роты. По-видимому, на последнем этапе возникают и шипики между ареолами, ранее на молодых створках неразличимые.

Исследуя морфологию каспийской и черноморской популяций вида, мы обратили внимание на ряд особенностей сравнительно с имеющимися в литературе описаниями и изображениями, что побудило нас провести сопоставление с литературными данными.

Наиболее полное описание изучаемого вида сделано ранее с помощью ТЭМ G. Hasle и B. Mendiola (1967), обработавшими панцири из проб планктона у побережья Перу, Западной Африки, Западной Норвегии и культуры, выделенной из фитопланктона в районе Канарских островов. Исследованные нами каспийские и черноморские экземпляры сравнивались с этим описанием и фотографиями, имеющимися в статье вышеназванных авторов, а также отрывочными сведениями и снимками, полученными с помощью СЭМ другими авторами (1. с.). Оговоримся, что скупость сведений, полученных на СЭМ, и отсутствие описаний, конечно, затрудняло наше сравнение. Тем не менее различия были довольно значительными. У океанических экземпляров ареолы обычно крупнее и почти соприкасались своими краями друг с другом, хотя частота ареол и совпадала с наблюдаемой нами. Рота сложная, на всем протяжении створки иногда состояла из четырех брусков и каждый из них дополнительно еще имел шипик, как это можно было видеть у экземпляров из Антарктики на фотографии, опубликованной Г. И. Семиной (Semina, 1981). Некоторые экземпляры из плейстоцена Индийского океана, показанные в «Атласе микроорганизмов. . .» (1977), имели более редко расположенные ареолы, так как на загибе между ними оставались свободные участки, но в противоположность каспийским и черноморским шипиков между ними не было. Нет никаких сведений о развитии шипиков между ареолами, о дополнительных перфорациях на середине створки и в описании Hasle и Mendiola (1967). Эти авторы отмечали, что как в культуральном, так и в природном материале встречались тонкостенные створки без роты и что рота — наименее устойчивый элемент створки. По-видимому, речь шла о молодых, еще неполностью окремневших створках.

Grammatophora marina (Lyngb.) Kütz. var. *marina*

Kützing (1844), Bacill. : 128, 17/24, fig. 1—6; Helmcke, Krieger (1953—1975), Diatomeenschalen in Elektr. Bild, 2, taf. 134, Hasle (1973), Beih. Nova Hedw., pl. 1, fig 5a, b; Montgomery (1978), Taxon study. . . pl. 107, G. H.; Караева, Мусаева (1979), Матер. V конф. низш. раст. Закавк.: 19—21. — *Grammatophora oceanica* Ehrenberg (1840), Ber. Berl. Acad.: 159. — (1854), Mikrogeol., 18/27, 19/36, 39/2, fig. 72.

Световая микроскопия. Клетки прямоугольных очертаний с закругленными концами. Хлоропласты в виде зерен, многочисленные. Колонии — зигзаговидные цепочки, концы клеток в них соединены комочками слизи. Панцирь с шестью ободками, редко восемью, каждая вальвокопула несет слабо изогнутую у основания септу с круглой или эллиптической перфорацией посередине. Створки от линейных до линейно-ланцетных, иногда на середине слегка расширенные, с широкоокруглыми, иногда со слабо оттянутыми концами, 32—33 мкм дл., 8—11 мкм шир. Структура створки из нежных параллельных штрихов, 30—33 в 10 мкм. Осевое поле узкое, нитевидное, плохо различимое в СМ.

Электронная микроскопия. В интактном панцире створка краями накладывается на вальвокопулу (табл. II, *1*, *2*). На концах вальвокопулы развиты ребра, равномерно уменьшающиеся в длине в направлении от полюса и чередующиеся со щелевидными перфорациями (табл. II, *1—3*). От вальвокопулы в полость панциря отходит септа с одним отверстием (табл. II, *4*) слабо волнообразно изогнутая у концов (табл. II, *3*, *5*, *6*). Дистальный край вальвокопулы накладывается на бесструктурную копулу, а последняя — на плевру, которая имеет один-два ряда мелких пор; иногда в панцире развиваются две плевры, отличающиеся лишь по ширине (табл. II, *2*). Структура створки из параллельных рядов мелких пороидных ареол; рядов 34 в 10 мкм, ареол 36—40 в 10 мкм (табл. II, *4*). На каждом полюсе створки расположен ложный глазок с пореллами в радиальных рядах (табл. II, *1*). Осевое поле очень узкое, близ его концов обычно под углом расположено по одному щелевидному отверстию двугубых выростов, которые в норме диагонально-симметричны (табл. II, *4*, *7*, *8*). Наружная поверхность створки покрыта регулярно расположенными шипиками (табл. II, *9*), легко разрушающимися при обработке; кроме этого, на каждом конце створки на границе с загибом — один, реже два очень грубых шипа (табл. II, *2*, *10*). Наружная часть двугубого выроста неразвита, имеет вид щели (табл. II, *11*). Внутренняя поверхность створки с поперечными негрубыми ребрами, чередующимися с рядами ареол; щели двугубых выростов окружены кремнеземными утолщениями (табл. II, *7*, *8*).

Условия культуры очень сильно сказывались на морфологии *G. marina*. Это выражалось в наличии ряда отличий по сравнению с природным материалом. Так, на наружной поверхности створки не развивались шипики, которые обычно в природном материале покрывают ее поверхность. Очень слабо или совсем не выражена в культуре альтернативность расположения ареол в соседних рядах, благодаря чему косые ряды, обычно образуемые ареолами и указываемые в диагнозах (Прошкина-Лавренко, 1963; Караева, 1972), не выражены. Ареолы на отдельных створках теряют упорядоченность расположения, осевое поле несколько искривляется. Изредка появляются единичные створки, имеющие дополнительный, третий (обычно субцентральный) или даже четвертый двугубый вырост (табл. II, *11*); иногда независимо от наличия дополнительного выроста один из полярных отсутствует. Примечательно, что дополнительные выросты, так же как и два полярных, всегда локализованы вблизи от осевого поля. Это происходит даже если дополнительный вырост несколько смещен от апикальной оси, в таких случаях можно наблюдать изгиб осевого поля в сторону выроста. Изменяется в культуре и направление щели выроста, которая в норме расположена косо. У одного из конечных выростов щель может быть перпендикулярна к осевому полю или совпадать с ним в направлении; часто направление щели варьирует в пределах одной створки. С влиянием культуры связаны, по нашему мнению, и единичные случаи зеркально-симметричного, а не диагонально-симметричного расположения выростов. По R. Simonsen (1979), этот признак у каждого вида константен, так же как и направление щели, хотя имеются отдельные исключения. Этот автор наблюдал в природном материале лишь один вырост на створке *Grammatophora* Ehr. (1979 : 35), к сожалению, не указав названия изученных видов. Один двугубый вырост на створке *G. marina* отмечал и M. Sullivan (1979), наблюдавший эту водоросль в дельте Миссисипи. Можно предположить, что один конечный вырост может не развиваться не только в условиях культуры, но и в природе, по-видимому, в связи с изменением условий внешней среды.

Благодаря обилию в клоновом материале делящихся клеток на разных стадиях развития мы имели возможность наблюдать морфогенез створки. Делению панциря предшествует расхождение эпи- и гипотеки до такой степени, что они остаются едва соединенными краями плевр встык. Затем на середине расстояния между эпи- и гипотекой закладываются очень тонкие кремнеземные пластинки с мелкими отверстиями будущих ареол и двугубых выростов. Эти пластинки представляют основу двух будущих собственно створок. Далее они подвергаются интенсивному окремнению от полюсов к середине, а вокруг них начинают нарастать загиб и закладываться вальвокопула. Каждая молодая гипотека в результате последовательного возникновения и роста копул и плевры выдвигается за пределы материнской теки и таким образом объем панциря увеличивается до нормы. Наконец, от вальвокопулы к середине панциря начинается рост септ. Каждая из них закладывается на полюсах вальвокопулы с двух сторон в виде тонких и коротких мембран, растущих к центру в длину и постепенно уплотняющихся. Последний этап — это утолщение септы вокруг центральной перфорации, что хорошо различимо даже в СМ, и развитие шипиков на поверхности створки. Таким образом, формированием септы в нормальную ее длину и утолщением краев вокруг перфорации заканчивается морфогенез дочерней теки. Вскоре после этого эпи- и гипотека панциря вновь расходятся до стадии стыка их краями и клетка готова к новому процессу деления.

Следует отметить, что не все литературные сведения о строении панциря этой водоросли совпадают с наблюдаемыми нами признаками. Так, по данным F. Round (1972, fig. 3D), вальвокопула прикрывает край загиба створки, а по H. Stosch (1975, pl. 3, fig. 28), загиб створки прикрывает вальвокопулу, что наблюдалось и нами. По-видимому, Round наблюдал молодую гипотеку без поясковых ободков, прикрепленную к плевре эпитеки.

Обращало внимание также разнообразие створок по форме в клоновом материале. Среди них можно было выделить два крайних типа, между которыми наблюдались всевозможные переходы. Первый тип — линейные створки, слегка расширенные на середине, с широко закругленными концами; второй — линейные или линейно-ланцетные створки с закругленными слабо оттянутыми, иногда слегка головчатыми концами. При поверхностном взгляде это затрудняло идентификацию в смысле необходимости сделать выбор между *G. marina* (Lyngb.) Kütz. и *G. oceanica* (Ehr.) Grun. Литературные данные (Hustedt, 1927—1930, 1931—1937, 1959; Mölder, 1943; Диатомовый анализ, 1949; Прошкина-Лавренко, 1963, и др.) свидетельствуют о близости этих двух диатомовых. Единственным признаком, отличающим типовые разновидности *G. oceanica* и *G. marina*, является расширение створки на середине у *G. marina*, как можно считать на основании цитируемых работ. Анализ литературы, а также природного материала из Белого и Каспийского морей и морфологии створки исследованного клона убедил нас в справедливости высказанного А. И. Прошкиной-Лавренко (1963), Sullivan (1979) и другими мнения о необходимости таксономической ревизии этих диатомовых, которая была нами проведена ранее (Караева, Мусаева, 1979).

ЛИТЕРАТУРА

Атлас микроорганизмов в донных осадках океанов. Диатомеи, радиолярии, силикофлагелляты, кокколиты. М.: Наука, 1977. 31 с. — *Джафарова С. К.* К морфологии *Ditylum brightwellii* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 671—674. — *Диатомовый* анализ. Т. 3. М.: Госгеолиздат, 1949. 398 с. — *Караева Н. И.* Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку: Элм, 1972. 258 с. — *Караева Н. И.*, *Мусаева С. К.* О морфологии и таксономии двух видов из рода *Grammatophora* Ehr. (*Bacillariophyta*). — В кн.: Материалы V конф. по низшим растениям Закавказья. Баку, 1979, с. 19—21. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 243 с. — *Росс Р.*, *Кокс А.*, *Караева Н. И.* и др. Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей. — Науч. докл. высшей школы. Сер. биол. науки, 1983, № 5, с. 65—76. — *Hasle G.*, *Mendiola B.* The fine structure of some *Thalassionema* and *Thalassiothrix* species. — Phycologia, 1967, vol. 6, N 2/3, p. 107—125. — *Hustedt F.* Die Kiselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. Bd 7. Leipzig, 1927—1930, T. 1, Lfg 1—5, 925 S.; 1931—1937, 1959, T. 2, Lfg 1—6, 845 S. — *Molder K.* Studien über die Ökologie und Geologie der Bodendiatomeen in der Pojabucht. — An. Bot. Soc. Zool. Bot. Fen. Vanamo, 1943, Bd 18, N 2, S. 1—204. — *Round F.* The formation of girdle, intercalary bands and septa in diatoms. — Nova Hedw., 1972, Bd 23, S. 449—463. — *Semina H.* A morphological examination of the diatom *Thalassiothrix longissima* Cleve et Grunow. — Bacillaria, 1981, vol. 4, p. 147—160. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71. — *Stosch H.* An amended terminology of the diatom girdle. — Beih. Nova Hedw., 1975, N 53, S. 1—28. — *Sullivan M.* Taxonomic notes on epiphytic diatoms of Missisippi Sound USA. — Beih. Nova Hedw., 1979, N 64, S. 241—242.

Институт ботаники АН АзССР, Баку. Получено 5 VI 1986.

УДК 576.7.582.26 Бот. журн., т. 72, № 8

О. В. Гаврилова, Б. В. Громов

СТРОЕНИЕ ЗООСПОР ЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ *CHLOROTETRAEDRON BITRIDENS* (*PALMELLACEAE*)

O. V. GAVRILOVA, B. V. GROMOV. ZOOSPORE STRUCTURE OF GREEN ALGA *CHLOROTETRAEDRON BITRIDENS* (*PALMELLACEAE*)

Овальные или каплевидные зооспоры *Chlorotetraedron bitridens* лишены плотной оболочки, содержат один рассеченный хлоропласт, обладают двумя жгутиками равной длины. Базальные тела жгутиков у разных зооспор расположены под разными углами друг к другу и взаимно смещены «по часовой стрелке». Микротрубочковые корешки образуют крестообразную систему.

Зооспоры *Ch. bitridens* обнаруживают «хламидомонадный» тип организации жгутикового аппарата и в этом отношении сходны с зооспорами исследованного нами ранее представителя хлорококковых водорослей *Chlorococcum minutum*.

В течение последних лет интенсивное развитие получили исследования ультраструктуры клеток зеленых водорослей с целью уточнения систематического положения и родственных связей соответствующих видов (Mattox, Stewart, 1984). В этих работах особое значение придают выяснению характера клеточного деления и строения подвижных клеток. В обширной группе водорослей, относящихся к порядку *Chlorococcales*, строение подвижных клеток изучено лишь у немногих видов. По нашим данным, зооспоры *Chlorococcum minutum* имеют типичный «хламидомонадный» тип организации жгутикового аппарата, тогда как у зооспор *Bracteacoccus minor* в организации жгутикового аппарата имеется ряд особенностей, свидетельствующих о своеобразии его эволюции (Громов, Гаврилова, 1985, 1986). Зооспоры видов *Bracteacoccus* в отличие от зооспор *Chlorococcum* «голые», т. е. не имеют плотной оболочки. В системе хлорококковых водорослей, разработанной J. Komarek и B. Fott (1983), этот признак служит для выделения сем. *Palmellaceae*. Представляет интерес выяснить особенности строения жгутикового аппарата различных представителей этого семейства. В настоящем сообщении мы описали строение жгутикового аппарата зооспор *Chlorotetraedron bitridens* (Beck-Mannaghetta) Komarek & Fott. Исследовали культуру, выделенную и описанную R. Starr (1954), который относил этот вид к роду *Tetraëdron*. Ультраструктура вегетативных клеток и особенности митоза этого организма изучены J. Pickett-Heaps (1972). В процессе митоза оболочка ядра частично сохраняется, центриоли расположены на полюсах веретена. Цитокинез происходит с образованием типичного фикопласта. В этом отношении *Ch. bitridens* сходен с другими изученными представителями порядка *Chlorococcales*. В коллекции культур водорослей Биологического института Ленинградского университета штамм R. Starr обозначен как CALU 485 (Громов, Титова, 1983). Культуру выращивали на агаризованной среде № 1 (Громов, Титова, 1983) при температуре 25 °C и освещенности 2000 лк. После 3—4 повторных пересевов 96-часовых культур материал переносили в жидкую среду № 1 и оставляли на ночь в темноте при комнатной температуре. Скапливающиеся в поверхностном слое среды зооспоры отсасывали пипеткой и к полученной суспензии добавляли 2.5%-й глутаровый альдегид до конечной концентрации 0.01 %. Через 20 мин клетки осаждали центрифугированием, к осадку немедленно добавляли 2.5%-й раствор глутарового альдегида в 0.05 М какодилатном буфере, pH 7.2. Фиксацию проводили в течение ночи при +4 °C. Затем материал отмывали какодилатным буфером и повторно фиксировали 2 % OsO_4 в том же буфере при +4 °C. Материал обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и заливали в аралдит. Полученные на микротоме LKB-III срезы просматривали в микроскопе Hitachi 11E.

Овальные или каплевидные зооспоры *Ch. bitridens* лишены плотной оболочки и окружены мембраной. Зооспора содержит один лопастной хлоропласт с одним пиреноидом, обычно без крахмальной обкладки (табл. I, *1*). Стигма расположена в передней части клетки (на фотографиях не показана), две сократительные вакуоли — у основания жгутиков (табл. I, *2*, *3*), митохондрии — в периферических участках клетки (табл. I, *1*, *2*, *3*). Ядро лежит латерально ближе к переднему концу клетки, тогда как хлоропласт — преимущественно в ее задней части (табл. I, *2*). Между ядром и хлоропластом видна единственная диктиосома, ассоциированная с впячиванием ядерной мембраны (табл. I, *1*, *2*). Характерными включениями цитоплазмы зооспор *Ch. bitridens* являются липидные глобулы, прилегающие к цистернам эндоплазматического ретикулума, связанным с ядерной оболочкой (табл. I, *1*, *2*). Интересно отметить, что комплексы, образованные липидными глобулами, ядром и иногда другими органеллами, объединенные мембранами эндоплазматического ретикулума, характерны для зооспор многих низших грибов (Barr, 1981).

Зооспоры имеют два жгутика равной длины, жгутики лишены мастигонем или чешуек. Строение основания жгутикового аппарата приведено на рисунке и табл. I (*3—7*) и II (*1—9*).

Жгутики соединены с базальными телами переходной зоной, имеющей здесь типичное для зеленых водорослей строение. На продольном срезе переходная зона выявляется как Н-образная структура (табл. I, *5*, *7*). Базальные тела соединены тяжами-«ножками» с плазмалеммой (табл. I, *3*), так же как это имеет место, например, у *Bracteacoccus minor* (Громов, Гаврилова, 1986). Основания базальных тел всегда сближены, но угол между ними очень сильно варьирует, иногда базальные тела расположены под углом 180°, а иногда почти параллельно (табл. I, *6*, *7*). Базальные тела соединены дистальной и проксимальной связками. Проксимальная связка охватывает базальные тела снаружи (табл. I, *6*, *7*; табл. II, *3*, *5*). Дистальная связка имеет сложное строение и состоит по крайней мере из трех компонентов (табл. II, *1*). Длина и толщина дистальной связки сильно варьируют в зависимости от величины угла между базальными телами (табл. I, *6*, *7*). Строение дистальной соединительной связки у зооспор *Ch. bitridens* очень сходно со строением соединительной связки жгутикового аппарата у *Bracteacoccus minor* (Громов, Гаврилова, 1986).

С базальными телами ассоциированы крестообразно расположенные микротрубочковые корешки. Корешок *k*-1, образованный двумя микротрубочками. связан с фибриллярным тяжом, проходящим под дистальной связкой (табл. II, *6*). Подобная фибриллярная система характерна для жгутиковых

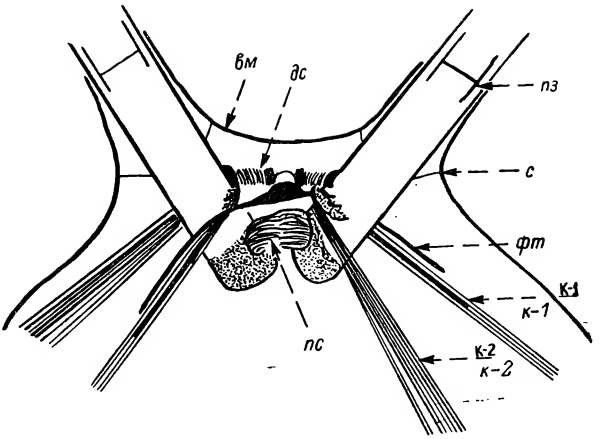


Схема строения корешковой системы жгутиков зооспор *Chlorotetraedron bitridens*.

вм — внешняя мембрана; *дс* — дистальная связка; *к-1*, *к-2* — микротрубочковые корешки; *фт* — фибриллярный тяж; *пз* — переходная зона жгутика; *пс* — проксимальная связка; *с* — связка с внешней мембраной.

аппаратов подвижных клеток, сходных по строению с хламидомонадами (Melkonian, 1980, 1984; Hoops, 1984). Микротрубочковые корешки *k*-2, состоящие из 4 или 5 микротрубочек, отходят от электронно-плотной обкладки базальных тел на уровне дистальной связки. Микротрубочки в корешке *k*-2 расположены на разных уровнях. Три-четыре микротрубочки, образующие верхний ряд, соединены фибриллярным материалом с дистальной связкой, а нижняя одиночная микротрубочка — с проксимальной (табл. I, *7*). Взаимное расположение микротрубочковых корешков почти строго крестообразное, а базальные тела смещены друг относительно друга не более чем на 1/4 диаметра их основания (табл. II, *8*). Характер смещения базальных тел рассматривают в качестве важнейшего признака жгутикового аппарата (Melkonian, 1984; O'Kelly, Floyd, 1984). Если направить взгляд от дистальных концов жгутиков к базальным телам, провести между базальными телами черту и принять ее за вертикальную ось часового циферблата, то базальные тела могут оказаться как бы на цифрах 1 и 7 или 11 и 5. В первом случае абсолютная конфигурация жгутикового аппарата соответствует смещению «по часовой стрелке», во втором — «против часовой стрелки». Смещение «по часовой стрелке» базальных тел зооспор *Ch. bitridens* проиллюстрировано на табл. II (*9*). Базальные тела по отношению друг к другу образуют здесь угол около 90°. Триплеты базального тела, расположенного на фотографии слева, направлены к центру базального тела «против часовой стрелки», а это значит, что жгутик смотрит на наблюдателя. Левое базальное тело расположено как бы на цифре 7 циферблата, а правое — на цифре 1. Относительное смещение базальных тел «по часовой стрелке» характерно, в частности, для хламидомонад и для зооспор зеленых водорослей, обнаруживающих «хламидомонадный» тип строения, в том числе для зооспор *Chlorococcum minutum* (Громов, Гаврилова, 1985). В отличие от хламидомонад и зооспор *Chlorococcum minutum* у зооспор *Ch. bitridens* смещение базальных тел выражено очень слабо. Слабое смещение базальных тел, так же как неопределенность величины образуемого ими угла, рассматривают как признаки примитивной организации жгутикового аппарата (Mattox, Stewart, 1984; O'Kelly, Floyd, 1984). В таком случае изученные нами водоросли с «голыми» зооспорами могут рассматриваться как предковые для видов *Chlorococcum*. С другой стороны, жгутиковый аппарат *Ch. bitridens* имеет гораздо больше признаков «хламидомонадной» организации, чем жгутиковый аппарат *Bracteacoccus minor* (Громов, Гаврилова, 1986). Организация жгутикового аппарата различных представителей сем. *Palmellaceae* может существенно различаться.

ЛИТЕРАТУРА

Громов Б. В., Гаврилова О. В. Особенности ультраструктуры жгутикового аппарата зеленой водоросли *Chlorococcum minutum*. — Цитология, 1985, т. 27, № 8, с. 940—943. — *Громов Б. В., Гаврилова О. В.* Ультраструктура зооспор одноклеточной водоросли *Bracteacoccus minor* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 1, с. 66—71. — *Громов Б. В., Титова Н. Н.* Коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Ленинградского университета. — В кн.: Культивирование коллекционных штаммов водорослей. Л.; Изд-во ЛГУ, 1983, с. 3—27. — *Barr D. J. S.* Ultrastructure of the *Gaertneriomyces* zoospore. — Canad. J. Bot., 1981, vol. 59, N 1, p. 83—90. — *Hoops H. J.* Somatic cell flagellar apparatus in two species of *Volvox* (*Chlorophyceae*). — J. Phycol., 1984, vol. 20, N 1, p. 20—27. — *Komarek J.*, *Fott B.* Das Phytoplankton des Süsswassers. Systematik und Biologe. *Chlorophyceae* (Grünalgen). Ordung: *Chlorococcales.* Stuttgart: Schweizerbart'sche (Nägele und Obermiller), 1983. 1044 S. — *Mattox K. R.*, *Stewart K. D.* Classification of the green algae. A concept based in comparative cytology. — In: Systematics of the green algae. London; Orlando: Acad. Press, 1984, p. 29—72. — *Melkonian M.* Ultrastructural aspects of basal body associated fibrous structures in green algae: a critical review. — BioSystems, 1980, vol. 12, N 1, p. 85—103. — *Melkonian M.* Flagellar apparatus ultrastructure in relation to green algae classification. — In: Systematics of the green algae. London; Orlando: Acad. Press, 1984, p. 73—120. — *O'Kelly C. J.*, *Floyd G. L.* Flagellar apparatus absolute orientation and the phylogeny of the green algae. — BioSystems, 1984, vol. 16, N 3/4, p. 227—251. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Tetraëdron.* — Ann. Bot., 1972, vol. 36, p. 693—701. — *Starr R. C.* Reproduction by zoospores *Tetraëdron bitridens.* — Amer. J. Bot., 1954, vol. 41, p. 17—20.

Ленинградский государственный университет.

Получено 2 X 1986.

УДК 582.232 : 581.524.44 : 631.4 Бот. журн., т. 72, № 8

Р. Р. Кабиров, Р. Х. Хазипова

ИЗМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АЛЬГОСИНУЗИЙ ПОЙМЕННЫХ ПОЧВ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

R. R. KABIROV, P. Kh. KHAZIPOVA. QUANTITATIVE PARAMETER CHANGE IN ALGAL SINUSIAS OF FLOOD PLAIN SOILS UNDER ANTROPOGENIC POLLUTION

Рассматриваются особенности изменений количественных характеристик альгосинузий (число клеток, биомасса, величина продукции, скорость и время обновления биомассы) при загрязнении пойменных почв неионогенными поверхностно-активными веществами.

В последнее время в современной почвенной альгологии усилился интерес к исследованию влияния на водоросли различных видов антропогенных загрязнений. При этом основное внимание уделяется анализу изменений видового состава и реже приводятся сведения о количественных параметрах альгогруппировок. Роль почвенных водорослей в жизни конкретного биогеоценоза во многом определяется их численностью, биомассой, продукцией. Число клеток, как правило, используется в качестве основного критерия для сравнения альгогруппировок. Определение биомассы и продукции в связи со значительными методическими трудностями проводится реже. Практически отсутствуют данные о продуктивности почвенных водорослей в местах с техногенным загрязнением.

В настоящей работе представлены результаты изучения изменений численности, биомассы и продукции водорослей при экспериментальном загрязнении почвы неионогенными поверхностно-активными веществами (ПАВ). ПАВ широко используются в промышленности, сельском хозяйстве и быту. Рассеиваясь в окружающей среде, они могут привести к нарушению существующего в природе экологического равновесия, нанести ущерб человеку, растительному и животному миру. В связи с этим необходимо тщательное и всестороннее изучение действия ПАВ на все компоненты экосистемы и в частности на почвенные водоросли.

Исследования проводили на двух стационарных участках размерами 4 м^2 (2$\times$2), расположенных на типчаково-мятликовом лугу в пойме р. Демы (БашкАССР). Почва пойменная аллювиальная.

Изучали влияние на почвенные водоросли неионогенного ПАВ АФ-14, оксиэтилированного алкилфенола. Неонол АФ-14 применяется на нефтепромыслах для увеличения нефтеотдачи пластов. На опытном участке ПАВ вносили однократно (в июне 1984 г.) в виде 5%-го водного раствора. Такая концентрация рекомендована для нефтепромыслов (Насртдинов и др., 1980). Доза составила 0.125 кг на 1 м^2 (1250 кг/га). Контрольную делянку поливали водопроводной водой.

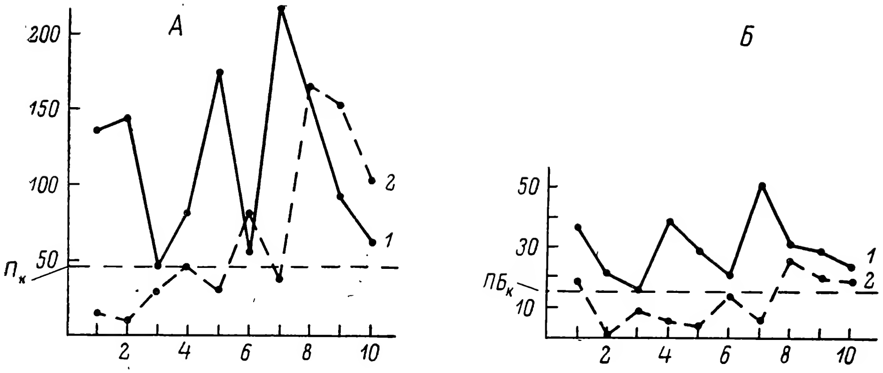


Рис. 1. Ежесуточная динамика общей численности и биомассы почвенных водорослей.

1 — на контрольном участке, 2 — на опытном. *Пк* — пул численности водорослей контрольного участка, *ПБк* — пул биомассы водорослей контрольного участка. *По оси абсцисс* — число суток; *по оси ординат*: *А* — численность (тыс. в 1 г абсолютно сухой почвы), *Б* — биомасса (кг/га).

На контрольном и опытном участках ежесуточно в течение 10 дн определяли численность и биомассу почвенных водорослей и на основе полученных данных рассчитывали величину продукции. Предварительно были установлены объем выборки (число почвенных образцов) и повторности счета (число микропрепаратов, просматриваемых под микроскопом) для получения статистически-достоверных результатов с 20%-й ошибкой. Техника расчетов опубликована ранее (Кабиров, 1978). Число клеток водорослей подсчитывали с использованием люминесцентной микроскопии, биомассу определяли объемно-расчетным методом, продукцию вычисляли суммированием статистически-достоверных приростов биомассы.

Опытный и контрольный участки находились в непосредственной близости друг от друга, имели сходный растительный покров, поэтому почвенно-климатическими различиями и различиями, обусловленными растительностью, можно пренебречь и считать, что разница в количественных показателях альгогруппировок вызвана действием ПАВ.

На стационарных участках выявлено 26 видов и форм почвенных водорослей. По степени развития и флористическому разнообразию преобладали синезеленые и зеленые. Значительно меньшим числом были представлены желтозеленые (2 вида) и диатомовые (2 вида) водоросли. На обоих участках доминирующий комплекс состоял из трех видов: *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gom., *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *Gongrosira terricola* Bristol.

Этот комплекс почвенных водорослей можно назвать осциляториево-формидиево-гонгрозировым. Наблюдения за динамикой видового состава показали, что внесение в почву ПАВ не привело к заметному изменению флористического разнообразия водорослей.

Результаты изучения количественных показателей альгогруппировок приведены на рис. 1 и 2. В течение 10 сут отмечались то резкие возрастания, то снижения как числа клеток, так и биомассы почвенных водорослей. За указанный период максимальное значение численности превышало минимальное в контроле в 4 раза, в опыте (с внесением ПАВ) — в 16 раз.

Из рис. 1 видно, что изменения общей численности на контрольном участке носили пульсационный характер с периодом одной пульсации около 3 сут. После каждого возрастания происходило снижение числа клеток приблизительно до одного и того же минимального уровня. Это минимальное значение общей численности, равное примерно 45 тыс. клеток в 1 г абсолютно сухой почвы, можно принять соответствующим пулу численности водорослей на контрольном участке. Под пулом почвенных водорослей мы понимаем определенное минимальное их количество, свойственное данной почве. Величина пула водорослей обусловливается, с одной стороны, режимом поступления и превращения питательных веществ, с другой — характером взаимодействий с различными группами почвенного населения — микроорганизмами, беспозвоночными и позвоночными животными — и растениями, сложившимися в процессе коэво-

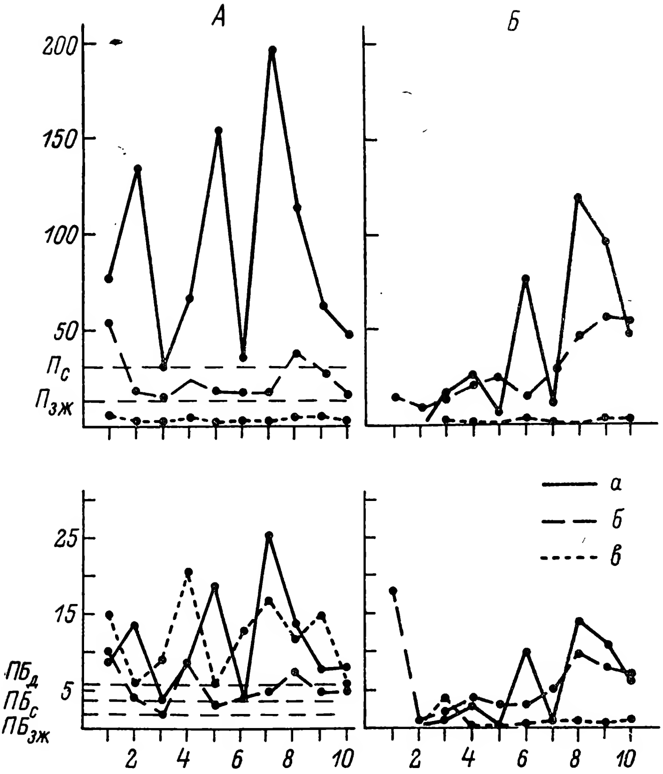


Рис. 2. Ежесуточная динамика численности и биомассы почвенных водорослей разных отделов.

А — на контрольном участке, *Б* — на опытном. *а* — синезеленые, *б* — зеленые и желтозеленые, *в* — диатомовые. $П_с$ — пул численности синезеленых водорослей, $П_{зж}$ — пул численности зеленых и желтозеленых водорослей, $ПБ_с$ — пул биомассы синезеленых, $ПБ_{зж}$ — пул биомассы зеленых и желтозеленых, $ПБ_д$ — пул биомассы диатомовых.

люции. В почвенной микробиологии понятие пула микроорганизмов предложено использовать для сравнения особенностей микробиоценозов различных почв (Звягинцев, Голимбет, 1981).

В опыте при экспериментальном загрязнении почвы ПАВ АФ-14 численность и биомасса водорослей резко снижались (рис. 1). Минимальное значение числа клеток (10 тыс. в 1 г абсолютно сухой почвы) наблюдалось на второй день после внесения ПАВ. В дальнейшем численность постепенно возрастала и пул водорослей восстанавливался.

Проведенный анализ показал отсутствие существенных различий в химическом составе почвы контрольного и опытного участков на 10-й день эксперимента. Лишь количество магния в почве опытного участка было несколько меньше, чем в контрольном. После внесения ПАВ их концентрация в почвенной вытяжке довольно быстро снизилась. Если в первые два дня количество ПАВ в водной вытяжке колебалось в пределах 370—550 мг/л, то в последующие дни оно составляло от 150 до 2.5 мг/л. По-видимому, по скорости восстановления пула водорослей можно судить о скорости процессов самоочищения, протекающих в почве.

Загрязнение почвы ПАВ не только сказалось на динамике значений общей численности и биомассы, но и на характере ритмики количества водорослей разных отделов (рис. 2). В первые два дня после внесения ПАВ численность диатомовых и синезеленых была ниже разрешающей способности используемого метода количественного учета. Поэтому в пробах, взятых в эти дни, клетки диатомовых и синезеленых не обнаруживались. Лишь на третьи сутки с момента постановки эксперимента в почвенных образцах в незначительных количествах были отмечены клетки водорослей из указанных отделов. В последующие дни значения как числа клеток, так и биомассы постепенно восстанавливались.

Амплитуды колебаний числа клеток и биомассы на опытном и контрольном участках в пределах одной пульсации значительно различались (рис. 2).

У синезеленых разница между минимальными и максимальными значениями численности составила в почве контрольного участка 162 тыс., в почве опытного — 110 тыс. клеток. Разница между минимальными и максимальными значениями биомассы за период наблюдений составила 22.1 и 13.3 кг/га соответственно. У диатомовых водорослей численность на опытных участках была незначительной и не превышала 3 тыс. клеток в 1 г абсолютно сухой почвы, однако значения биомассы сильно различались. Если на контрольном участке биомасса диатомовых была сравнительно высокой — 12.2 кг/га, то на участке, подвергнутом действию ПАВ, она находилась на низком уровне и не превышала 1—2 кг/га. Столь сильные колебания величины биомассы диатомовых при весьма незначительных изменениях числа клеток в основном объясняются особенностями их видового состава. На исследуемых участках вегетировали крупноклеточные формы *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Pinnularia borealis* Ehr., и даже незначительное увеличение числа клеток этих видов приводило к резкому возрастанию значений биомассы.

Следует отметить, что использование люминесцентной микроскопии не позволяет достаточно надежно отличить клетки зеленых водорослей от желтозеленых. Во избежание ошибок принято численность этих групп подсчитывать совместно. Однако в данном случае выявление видового состава показало, что в почве как контрольного, так и опытного участков число видов желтозеленых водорослей и степень их развития были незначительными в течение всего периода наблюдений. Таким образом, полученные количественные характеристики относятся прежде всего к зеленым. В отличие от диатомовых и синезеленых внесение ПАВ стимулировало развитие зеленых водорослей. Если в почве контрольного участка изменение числа клеток зеленых водорослей носило колебательный характер, в пределах 10—50 тыс. клеток в 1 г абсолютно сухой почвы, то на опытном участке после внесения ПАВ наблюдалось постоянное увеличение численности с максимумом на 9—10-й день наблюдений. Сходный характер отмечен для хода изменений биомассы.

Количественные показатели группировок почвенных водорослей контрольного и опытного участков

Показатель	Отдел водорослей	Участок	
		опытный	контрольный
Численность, тыс. в 1 г абсолютно сухой почвы	Синезеленые	40.0	93.0
	Зеленые и желтозеленые	28.0	24.0
	Диатомовые	0.4	1.4
	Всего	68.4	118.4
Биомасса, кг/га	Синезеленые	4.8	11.6
	Зеленые и желтозеленые	6.2	5.2
	Диатомовые	0.9	12.2
	Всего	11.9	29.0
Продукция, кг/га за 10 дн	Синезеленые	22.8	37.7
	Зеленые и желтозеленые	8.8	5.9
	Диатомовые	—	—
	Всего	31.6	43.6
Время оборота биомассы (T), сут	Синезеленые	2	3
	Зеленые и желтозеленые	7	9
	Диатомовые	н. р.	н. р.
	Всего	4	7
Скорость обновления органического вещества водорослей (C), кг/га в сут	Синезеленые	2.3	3.8
	Зеленые и желтозеленые	0.9	0.6
	Диатомовые	н. р.	н. р.
	Всего	3.2	4.4

Примечание. Тире означает, что значение установить с помощью использованного метода не удалось; н. р. — значения не рассчитывались.

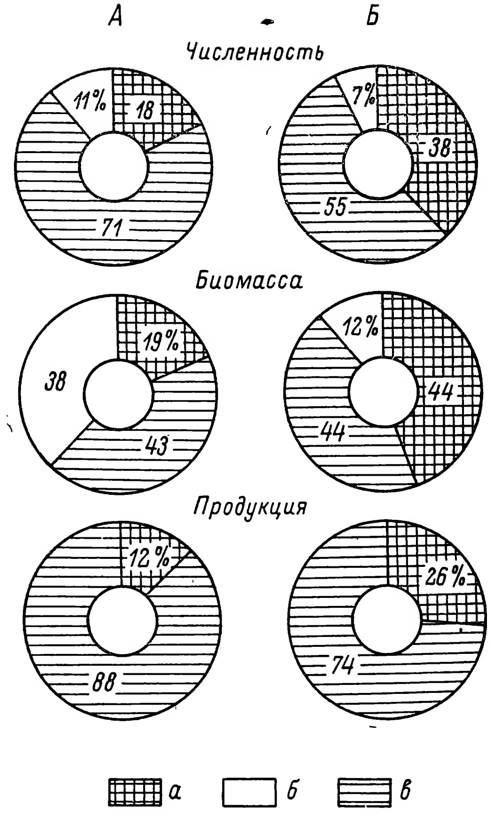


Рис. 3. Соотношение значений численности, биомассы и продукции водорослей в почве контрольного (*А*) и опытного (*Б*) участков.

а — зеленые и желтозеленые, *б* — диатомовые, *в* — синезеленые.

Суммированием статистически-достоверных приростов биомассы была определена величина продукции водорослей за 10 сут. На контрольном участке продукция составила 43.6, на опытном—31.6 кг/га; в пересчете на 1 мес она равнялась 130.8 и 94.8 кг/га соответственно (см. таблицу). Основной вклад в суммарную продукцию альгогруппировок вносили синезеленые водоросли: 37.7 на контрольном и 22.8 кг/га на опытном. Существенно меньшей была продукция зеленых и желтозеленых водорослей, причем на загрязненном участке она оказалась выше, чем на контрольном. Значения продукции диатомовых установить не удалось, так как отмеченные возрастания биомассы были статистически-недостоверны.

Для оценки интенсивности трансформации органического вещества водорослей в почве рассчитывали «время оборота биомассы» и «скорость обновления органического вещества».

Время оборота биомассы показывает, за какой промежуток данная биомасса способна полностью обновиться в почве. Время оборота рассчитывали по формуле (Кабиров, 1981)

$$T = \frac{БК}{П},$$

где T — время оборота биомассы, сут; $Б$ — среднее значение биомассы за период наблюдения, кг/га; $К$ — срок наблюдения, сут; $П$ — величина продукции, накопленная за период наблюдения, кг/га.

Среднюю скорость обновления биомассы водорослей в почве определяли, используя средние значения биомассы за период наблюдения и время ее оборота. Расчет проводили по формуле (Кабиров, 1981)

$$C = \frac{Б}{T},$$

где C — средняя скорость обновления биомассы, кг/га в сут; $Б$ — среднее значение биомассы за период наблюдения, кг/га; T — время оборота биомассы, сут.

Результаты расчетов указаны в таблице. Скорость обновления органического вещества на контрольном участке и участке с внесением ПАВ различалась незначительно. Этим объясняется разница во времени оборота биомассы, так как при более или менее равной скорости для обновления большей биомассы (29.0 кг/га) требуется больше времени (7 сут). Полученные значения времени и скорости обновления органического вещества почвенных водорослей согласуются с данными, указанными в литературе (Перминова, 1980).

Загрязнение почвы вызвало изменение соотношения отдельных групп водорослей в суммарных показателях численности, биомассы и продукции альгогруппировок (рис. 3). Заметно возросла роль зеленых и сократилась доля диатомовых и синезеленых. Высокая устойчивость зеленых водорослей по отношению к различным неионогенным ПАВ отмечалась и раньше (Хазипова, 1983, 1984).

Таким образом, популяции водорослей четко реагируют на загрязнение почвы ПАВ. При этом количественные характеристики сообщества изменяются быстрее, чем качественные. В первые сутки после загрязнения число клеток и биомассы водорослей резко уменьшаются. В дальнейшем, на 9—10-е сутки величины этих показателей постепенно восстанавливаются. Различные отделы почвенных водорослей по-разному реагируют на ПАВ. На начальных этапах действия ПАВ наблюдаются некоторое увеличение численности, биомассы и продукции зеленых водорослей и сокращение доли синезеленых и диатомовых.

ЛИТЕРАТУРА

Звягинцев Д. Г., *Голимбет В. Е.* О кратковременных изменениях численности микроорганизмов в почве. — Микробиология, 1981, т. 50, вып. 3, с. 556—560. — *Кабиров Р. Р.* Методика изучения численности и биомассы почвенных водорослей. — Почвоведение, 1978, № 5, с. 125—129. — *Кабиров Р. Р.* О скорости обновления биомассы водорослей в почве. В кн.: Тез. докл. конф. молодых ученых. Уфа: БФАН СССР; Башкирский Обком ВЛКСМ, 1981, с. 179—180. — *Насртдинов М. Н.*, *Максимова Т. Н.*, *Обиселянская Л. Н.* и др. Вытеснение нефти водными растворами ПАВ. — В кн.: Теория и практика применения новых методов увеличения нефтеотдачи. Уфа: БашНИПИНефть, 1980, вып. 59, с. 54—61. — *Перминова Г. Н.* Биомасса и продукция водорослей в тундровых почвах. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 859—863. — *Хазипова Р. Х.* Реакция водорослей на внесение поверхностно-активных веществ: Тез. докл. конф. молодых ученых. Уфа: БФАН СССР, 1983, с. 138. — *Хазипова Р. Х.* Исследование влияния многократного внесения поверхностно-активного вещества на почвенные водоросли. — В кн.: Вклад ботаников Башкирии в осуществление Продовольственной программы: Тез. докл. научной конф. Уфа: БФАН СССР, 1984, с. 85—86.

Башкирский государственный
педагогический институт,
Уфа.

Получено 29 IV 1986.

УДК 582.33 (571.1/5)

Бот. журн., т. 72, № 8

А. Л. Жукова, Л. В. Бардунов

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ВИТИМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЦЕНТРАЛЬНАЯ СИБИРЬ)

A. L. ZHUKOVA, L. V. BARDUNOV. SOME DATA ON LIVERWORT FLORA OF VITIM STATE RESERVATION (CENTRAL SIBERIA)

Приводится список 41 вида печеночников, собранных в долине р. Витим в пределах Витимского государственного заповедника. Печатных сведений по этому району не имеется. Некоторые виды впервые упоминаются для Сибири.

В 1984 г. Л. В. Бардунов производил бриологические исследования на территории недавно созданного Витимского государственного заповедника. Расположен заповедник в восточной части Иркутской обл., близ ее границ с Читинской обл. и с Бурятской АССР. Исследованиями был охвачен лесной пояс правобережья среднего течения р. Витим в пределах заповедника. Преобладают лиственничники. Весь приводимый в статье материал, за исключением нескольких наиболее обычных видов, обработан А. Л. Жуковой.

Список представлен 2 порядками, 16 семействами, 24 родами и 41 видом, расположенными по системе K. Müller (1951). Наиболее богатые в видовом отношении семейства *Lophoziaceae* (6 родов и 10 видов) и *Scapaniaceae* (2 рода и 9 видов), далее идут *Marchantiaceae* (2 рода и 2 вида), *Jungermanniaceae*, *Frullaniaceae*, *Ptilidiaceae* (по 1 роду и по 2 вида); в остальных 10 семействах — 1 род и 1 вид. Гербарные образцы представлены хорошо развитыми растениями и в значительном количестве. Многие виды были с выводковыми почками (9 видов), периантиями (12), антеридиями (4) и спорогонами (4).

Поскольку из этого района не было ранее никаких сборов, то данный список, безусловно, интересен в целом, а несколько видов отмечено для Сибири впервые: *Cephalozia bicuspidata*, *Solenostoma obovatum*, *Marsupella emarginata*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Scapania nemorosa*, *Tritomaria exsecta*. Интересна находка довольно редкого вида *Herberta adunca*.

Сем. *Blasiaceae*

Blasia pusilla L. — На мелкоземных, часто наносных субстратах, на скалистых обнажениях и по берегам речек. Реки Становая и Верхний Урях. С выводковыми почками.

Сем. *Metzgeriaceae*

Apometzgeria pubescens (Schr.) Raddi. — На тенистой поверхности камней в нишах, на облесенной каменистой россыпи. Р. Становая. Со спорогонами.

Сем. *Herbertaceae*

Herberta adunca (Dicks.) S. Gray var. *tenuis* (Evs.) Müll. et Scott. — На поверхности камней, обычно довольно влажной и тенистой, на отдельных крупных камнях в лесах, на скалах и скалистых обнажениях; образует обширные чистые дерновинки. Р. Амалык в приустьевой части, р. Становая, оз. Орон (реки Культучная и Половинка). Довольно редкий в СССР вид, известный из далеко расположенных друг от друга местонахождений: юг Приморского края, центральная часть Чукотки, Восточный Таймыр. Одно местонахождение в Восточном Саяне и одно в Якутской АССР (верховье р. Алдан) (Жукова, 1981).

Сем. *Blepharostomaceae*

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. — На гниющей древесине и мелкоземных субстратах среди редкостойных лесов и на каменистых россыпях. Р. Амалык в приустьевой части, оз. Орон.

Сем. *Ptilidiaceae*

Ptilidium ciliare (L.) Hampe. — В напочвенном покрове лесов, главным образом лиственничных. Довольно обычный и массовый вид.

P. pulcherrimum (Web.) Hampe. — В нижней части стволов деревьев и кустарников (ольхи сибирской, кедрового стланника, кедра) в лесах, на поверхности камней и обнаженных субстратах, на скалистых обнажениях и каменистых россыпях. С периантиями.

Сем. *Lepidoziaceae*

Lepidozia reptans (L.) Dum. — На гниющей древесине в редкостойном лесу, а также на гумусированных участках на скалах. Р. Верхний Урях, оз. Орон (р. Половинка).

Сем. *Calypogeiaceae*

Calypogeia integristipula Steph. — Среди камней на каменистой россыпи. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части).

Сем. *Cephaloziaceae*

Cephalozia bicuspidata (L.) Dum. — На мелкоземистых субстратах среди камней на берегу озера и на гари. Оз. Орон, р. Амалык в приустьевой части. С периантиями. Для Сибири ранее не указывалась. Была известна из европейской части СССР и с юга советского Дальнего Востока, а теперь с Таймыра, Ямала и северных островов (Жукова, 1982; Жукова, Ребристая, 1986).

C. lunulifolia (Dum.) Dum. — Среди камней на берегу озера. Оз. Орон (р. Культучная возле устья).

Сем. *Lophoziaceae*

Chandonanthus setiformis (Ehrh.) Lindb. — На влажной поверхности камней на скалах. Оз. Орон.

Barbilophozia barbata (Schmid.) Loeske. — На основаниях стволов деревьев (березы белой и шерстистой) и на поверхности отдельных камней в лесах. Р. Амалык в приустьевой части, р. Верхний Урях. С антеридиями.

Gymnocolea inflata (Huds.) Dum. — На наносном илистом субстрате по берегам речек. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части). С периантиями.

Lophozia incisa (Schrad.) Dum. — На поверхности камней, на отдельных крупных валунах в лесу, реже на гнилой древесине. Р. Амалык в приустьевой части, р. Верхний Урях. С выводковыми почками и периантиями.

L. ascendens (Warnst.) Schust. — На поверхности камней, на каменистых россыпях и на отдельных валунах в лесу. Оз. Орон (ключ Лабазный), р. Амалык в приустьевой части. С выводковыми почками.

L. ventricosa (Dicks.) Dum. — Среди камней и по берегам ручьев. Р. Канаковка. С периантиями.

Tritomaria quinquedentata (Huds.) Buch. — На поверхности камней, на каменистых россыпях и на отдельных валунах в лесу. Р. Канаковка, оз. Орон.

T. exsecta (Schmid.) Schiffn. — На поверхности камней, на отдельных крупных валунах в лесу. Р. Амалык в приустьевой части. С выводковыми почками.

Sphenolobus saxicolus (Schrad.) Steph. — На поверхности камней и на гумусированных участках на каменистых россыпях. Р. Амалык в приустьевой части, р. Верхний Урях, оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части), р. Канаковка. С периантиями.

S. minutus (Cranz.) Steph. — На поверхности камней и на обнаженных мелкоземистых субстратах на скалистых обнажениях, на каменистых россыпях, на отдельных камнях в лесу. Р. Канаковка, оз. Орон (ключ Лабазный, р. Культучная в приустьевой части). С выводковыми почками, периантиями, антеридиями, спорогонами.

Сем. *Jungermanniaceae*

Solenostoma sphaerocarpum (Hook.) Steph. — На наносных субстратах по берегам речек. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части). С периантиями.

S. obovatum (Nees) Schust. — На наносном субстрате среди камней на берегу озера. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части). Для Сибири ранее не приводился. В СССР известен был на Кавказе и в Карпатах (Шляков, 1981), теперь отмечен на Диксоне.

Сем. *Marsupellaceae*

Marsupella emarginata (Ehrh.) Dum. — На мокрых скалах и скалистых обнажениях, иногда в воде ручьев. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части и ключ Обходительный). С антеридиями. Для Сибири указывается впервые. В СССР ранее был известен на Кавказе и в Карпатах (Шляков, 1981), а также на Чукотке (Абрамова и др., 1985).

Gymnomitrion concinnatum (L.) Corda. — На каменистых россыпях по берегу озера. Оз. Орон.

Сем. *Scapaniaceae*

Macrodiplophyllum microdontum (Mitt.) H. Perss. — Среди камней, на каменистой россыпи. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части). С выводковыми почками.

Diplophyllum obtusifolium (Hook.) Dum. — На гумусированных участках и на поверхности камней на скалистых обнажениях. Р. Нижний Урях, оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части). С периантиями и спорогонами. Для Сибири указывается впервые. В СССР ранее был известен из европейской части (Шляков, 1981).

Scapania gymnostomophila Kaal. — На поверхности камней на влажных прибрежных скалистых обнажениях. Р. Верхний Урях. С выводковыми почками и периантиями.

S. scandica (H. Arn. et Buch) Macv. — Среди камней, на каменистых россыпях. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части).

S. irrigua (Nees) Dum. — В воде мочажин, в заболоченном лиственничнике. Р. Амалык в приустьевой части.

S. paludosa K. Müll. — В воде ручьев. Р. Канаковка, оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части).

S. subalpina (Nees) Dum. — На наносных субстратах по берегам речек. Р. Амалык возле устья.

S. nemorosa Dum. — На поверхности камней на скалах в условиях обильного проточного увлажнения. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части). С выводковыми почками. Для Сибири указывается впервые. В СССР был известен в европейской части и на юге Дальнего Востока (Шляков, 1981), а также на о. Большой Ляховский (Жукова, 1982).

S. crassiretis Bryhn. — На берегах ручьев и на мокрых скалах, обычно в условиях обильного проточного увлажнения. Реки Амалык, Канаковка, Становая, оз. Орон (р. Половинка). С выводковыми почками.

S. spitzbergensis (Lindb.) K. Müll. — На наносных субстратах среди камней на берегу речки. Оз. Орон (р. Культучная в приустьевой части).

Сем. *Lophocoleaceae*

Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum. — На основаниях стволов деревьев (пихты) в елово-пихтовых лесах. Р. Витим — близ устья, р. Амалык. С периантиями.

Сем. *Plagiochilaceae*

Mylia anomala (Hook.) Gray. — На обнаженных субстратах среди камней на берегу озера. Оз. Орон.

Plagiochila porelloides (Nees) Lindb. — На наносных субстратах по берегам ручьев и на прибрежных скалах, реже на основаниях стволов деревьев. Р. Амалык в приустьевой части, р. Верхний Урях. С периантиями и антеридиями.

Сем. *Frullaniaceae*

Frullania davurica Hampe. — На поверхности камней, на каменистых россыпях р. Амалык в приустьевой части, р. Становая.

F. bolanderi Aust. — В нижней части стволов деревьев (ольхи сибирской) в приречных тополевниках. Делюн-Оронский порог на р. Витим. С антеридиями.

Сем. *Marchantiaceae*

Preissia quadrata (Scop.) Nees. — На полуобнаженных субстратах в лесах, по берегам речек и на скалистых обнажениях. Реки Становая и Верхний Урях. Со спороношением.

Marchantia polymorpha L. — На сырых полуобнаженных субстратах по берегам речек и рек, на скалистых обнажениях. Довольно обычен.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й. Печеночные мхи Чукотского полуострова. Магадан, 1985. 40 с. — *Жукова А. Л.* Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Киряка (Северо-Восточный Таймыр). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 684—694. — *Жукова А. Л.* К флоре печеночных мхов острова Большой Ляховский (Новосибирские острова) — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1669—1673. — *Жукова А. Л., Ребристая О. В.* К флоре печеночных мхов среднего течения р. Матюй Яха (Ямал). — Бот. журн., 1986, т. 70, № 5, с. 642—649. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи севера СССР. Вып. 4. Л.: Наука, 1981, с. 3—219. — *Müller K.* Die Lebermoose Europas. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und Schweiz, 1951, Bd 6, L. 2, S. 161—320.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 13 V 1986.

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 (234.421.1) (477)

К. Т. Пашук

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ СУБАЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ЧЕРНОГОРЫ (УКРАИНСКИЕ КАРПАТЫ)

K. T. PASHUK. CHROMOSOME NUMBERS IN SPECIES OF SUBALPINE BELT OF CHERNOGORA (UKRAINIAN CARPATHIANS)

Проведено изучение хромосомных чисел у 93 видов травянистых многолетников и 7 главных ценозообразующих видов деревьев и кустарников в различных фитоценозах Черногоры. Исследования дали возможность получить представление о кариологических особенностях видов.

Изучение числа хромосом в различных частях ареала вида или разных популяциях имеет значение для теории эволюции, цитотаксономии и видообразования. Инвентаризация чисел хромосом у видов растений еще далека от завершения. Сравнительно мало изучена в этом отношении флора Украинских Карпат, формирование которой проходило в особых физико-географических условиях и которая представляет собой комплекс разных по своему возрасту, генезису и экологии систематических групп. Если в литературе и имеются сообщения относительно хромосомных чисел данного региона, то такая информация в основном получена при исследовании этих видов из других частей их ареала. Поскольку в границах одного морфологического вида могут встречаться разные хромосомные числа, представляет интерес исследование как можно большего числа популяций видов.

Мы провели эколого-цитологические исследования доминантных и субдоминантных видов, а также большинства травянистых многолетников, произрастающих в субальпийском поясе в фитоценозах ледниковых котлов Говерла-Брескул, Брескул-Пожижевская, Пожижевская-Данцер, Ребра—Гутин-Томнатек и других в границах высот 1300—1800 м над ур. м. Установлены числа хромосом 100 видов растений (принадлежат к 70 родам и 28 семействам) из 370 ценопопуляций, входящих в состав следующих ассоциаций: Rumicetum alpini (R. a.), Nardetum strictae (N. s.), Festucetum rubrae (F. r.), Deschampsietum caricoso-varioherbosum (D. c.-v.), Deschampsietum juniperosum (D. j.), Duschekietum calamagrostiosum (Dus. c.), Mugeto-Piceetum herbosum (M.-P. h.), Myrtilletum rhodococcosum (M. rh.), Rhododendretum calamagrostiosum (Rh. c.), Festucetum supinae (F. s.), Uliginetum cetrariosum (U. c.) (табл. 1).

Определение хромосомных чисел проводили по методике, описанной нами ранее (Пашук, 1980). Экологическая характеристика видов дана по К. А. Малиновскому (1980).

В качестве критерия степени полиплоидности сообществ использовали «индекс плоидности», т. е. отношение числа диплоидных видов, присутствующих в данной ассоциации, к числу полиплоидных (Pignatti, 1959—1960).

Выделение палео-, мезо- и неополиплоидов проведено по методу спектра относительной давности таксонов C. Favarger, (1961, 1967).

Семейства *Poaceae* и *Asteraceae* интересовали нас как филогенетически молодые группы покрытосеменных, которые характеризуются наличием большого числа полиплоидов и апомиктов, а гигрофиты и мезогигрофиты — в связи с тем, что у этих видов популяции достаточно четко отграничены и сравнительно легко выделяются в природе.

Исследованы также цитотаксономические признаки и особенности некоторых восточнокарпато-балканских, юго-восточно-карпатских, общекарпатских и восточно-карпатских эндемиков, характеристика которых для этой части Карпат не приводилась. Установление для каждого эндемического таксона близкородственных форм, а также сравнение кариотипов эндемических таксонов с кариотипами близкородственных таксонов позволили выделить в их составе исторические группы и сделать определенные выводы относительно их

ТАБЛИЦА 1

Хромосомные числа видов флоры субальпийского пояса Черногоры

Вид	2n	Ассоциация	Число ценопопуляций	Высота над уровнем моря, м	2n по литературным данным	
Picea abies (L.) Karst.	24	M.-P. h.	3	1300—1580	24, 48	Sax K., Sax H. 1933
Pinus mugo Turra	24	M.-P. h.	4	1300—1600	24	То же
Duschekia viridis (Chaix) Opiz	28	Dus. c.	2	≈1580	28	ХЧЦР
Rhododendron kotschyi Simonk.	26	Rh. c.	3	1600—1750	—	—
Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.	24	M. rh.	2	≈1650	24	ХЧЦР
Vaccinium myrtillus L.	24	U. c., M. rh., D. c.-v., N. s.	4	1380—1820	24	»
V. uliginosum L.	48	U. c.	2	≈1820	24, 48, 72	»
Urtica dioica L.	52	R. a., D. j.	2	≈1360	48, 52	»
Rumex alpinus L.	20	R. a., D. c.-v., D. j.	3	≈1360	20	»
R. acetosa L.	15	N. s., F. r.	3	1380—1450	14, 15, 21, 22	»
Polygonum bistorta L.	46	D. c.-v.	2	≈1400	24, 44, 46, 48	»
Stellaria nemorum L.	26	R. a.	5	≈1360	26	»
Caltha laeta Schott, Nym. et Kotschy	32	D. c.-v.	2	1300—1800	24, 32, 33, 40, 56, 60, 61, 63, 72	»
Trollius transsilvanicus Schur	16	D. j.	2	≈1600	16	Чопик, 1976
Anemone nemorosa L.	46	N. s., D. j., Rh. c., F. s.	3	1380—1785	16, 28—32, 37, 42, 45, 46	ХЧЦР
Pulsatilla alba Reichenb.	16	U. c.	2	≈1820	16	»
Ranunculus repens L.	32	R. a.	2	1360—1520	16, 32	»
R. carpaticus Herbich	28	Dus. c.	3	≈1580	14, 28	»
R. breyninus Crantz	16	F. r.	1	≈1400	16, 32	»
Hypericum alpigenum Kit.	16	F. r., Rh. c., F. s.	3	≈1785	16	Пашук, 1974
H. maculatum Crantz	16	N. s., D. c.-v., D. j., M.-P. h., Rh. c.	2	1540—1750	16, 32	»
Cardamine opizii J. et C. Presl.	16	D. c.-v., M.-P. h.	4	≈1520	16	ХЧЦР
Cardaminopsis halleri (L.) Hayek	16	Dus. c.	3	1360—1450	16	»
C. ovirensis (Wulfen) Thell. ex Jáv.	16	R. a.	2	≈1360	16	»
Chrysosplenium alpinum Schur	32	Dus. c.	7	1360—1700	32	Пашук, 1982а, б
Parnassia palustris L.	36	D. c.-v.	3	≈1360	18, 36, 27, 54	ХЧЦР
Potentilla aurea L.	14	M. rh., R. a., N. s., F. r., D. c.-v., D. j., Rh. c., F. s., U. c.	12	1360—1820	14, 35, 42, 56, 70	»
P. erecta (L.) Rausch.	28	R. a.	3	≈1360	28, 35	»
Parageum montanum (L.) Hara	42	N. s., F. r., D. j., D. c.-v., Dus. c., M. rh., F. s., Rh. c.	16	1300—1900	28 42	» Пашук, 1972, 1982а, б
Alchemilla alpestris F. W. Schmidt	≈100	R. a., D. j., Dus. c.	3	1360—1600	96, 102—110	Wegener, 1967
Oxalis acetosella L.	22	D. j., Dus. c.	3	≈1600	22, 22—24, 30	ХЧЦР
Geranium alpestre Schur	28	Dus. c., M.-P. h.	5	1500—1600	28	»
Euphorbia amygdaloides L.	18	M.-P. h.	2	≈1600	18	»
Viola declinata Waldst. et Kit.	20	N. s.	16	≈1400	20, 26	»
Viola biflora L.	12	D. c.-v., D. j., Dus. c., M.-P. h.	4	1500—1600	12, 18, 34—35	»
Epilobium roseum Schreb.	36	R. a.	2	≈1360	36	»
E. alsinifolium Vill.	36	Dus. c.	3	≈1500	36	»

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	2n	Ассоциация	Число ценопопуляций	Высота над уровнем моря, м	2n по литературным данным	
Astrantia major L.	28	Dus. c., M.-P. h.	4	1500—1600	41, 28	ХЧЦР
Chaerophyllum cicutaria Vill.	22	Dus. c.	3	≈1850	22	»
Ch. aromaticum L.	22	Dus. c.	1	≈1400	22	»
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	16	R. a.	2	≈1400	16	»
Ligusticum mutellina (L.) Crantz	22	D. c.-v., D. j., M. rh., Rh. c., F. s.	5	1500—1780	22	»
Moneses uniflora (L.) A. Gray	26	M.-P. h.	2	≈1500	22, 26, 32	»
Laserpitium alpinum Waldst. et Kit.	22	F. r.	2	≈1500	—	—
Primula poloninensis (Domin) Fed.	22	D. c.-v., D. j., Dus. c., M.-P. h.	4	1500—1600	22	»
Soldanella hungarica Simonk.	40	M.-P. h., M. rh., Rh. c., F. s., U. c.	12	1300—2000	40	»
Symphytum cordatum Waldst. et Kit.	72	M.-P. h.	8	1300—1700	18 72	» Пашук, 1972
Pulmonaria filarszkyana Jáv.	14	Dus. c.	6	1500—1600	14	ХЧЦР
Myosotis caespitosum K. F. Schultz	44	R. a.	2	≈1360	22, 44, ≈80, 88	» Löve, 1981
M. alpestris F. W. Schmidt	24	D. j., Dus. c.	3	≈1580	14, 24, 48, 70, 72	ХЧЦР
M. sylvatica Ehrh. ex Hoffm.	14	M.-P. h.	2	≈1500	14, 18, 20, 22, 24, 32, 48	»
Ajuga reptans L.	32	R. a.	3	1300—1500	32	»
Prunella vulgaris L.	28	R. a.	1	≈1400	28, 32	»
Galeopsis speciosa Mill.	16	R. a.	1	≈1400	16	»
Veronica serpyllifolia L.	14	R. a.	2	≈1360	14	»
V. baumgartenii Roem. et Schult.	14	Dus. c.	1	≈1580	14	Чопик, 1976
V. chamaedrys L.	32	Dus. c.	2	≈1500	16, 32	ХЧЦР
Pedicularis verticillata L.	12	D. c.-v.	4	1500—1600	12	»
Valeriana tripteris L.	16	Dus. c., M.-P. h.	5	1500—1600	16, 20—30	»
Campanula abietina Griseb. et Schenk	80	R. a., N. s., F. r., D. j., U. c.	5	1360—1600	68, 80	»
Phyteuma vagneri A. Kerner	24	Rh. c.	1	≈1400	24	Пашук, 1982а, б
Adenostyles alliariae (Gouan) A. Kerner	38	Dus. c.	2	≈1600	38	ХЧЦР
Achillea millefolium L.	54	N. s.	3	1380—1600	18, 36, 54, ≈48, 54, 72	»
Leucanthemum waldsteinii (Sch. Bip.) Pouzar.	18	D. c.-v., D. j., Dus. c.	3	1350—1500	18 19	» Чопик, 1976
Homogyne alpina (L.) Cass.	140	U. c., M. rh., Rh. c., F. s., D. c.-v., D. j., Dus. c.	7	1380—1820	≈120, 130—140, ≈140	ХЧЦР
Arnica montana L.	38	N. s., F. r.	4	1380—1700	38	»
Doronicum carpaticum (Griseb. et Schenk) Nym.	60	M.-P. h., Dus. c.	4	≈1600	60	Пашук, 1975
D. austriacum Jacq.	60	R. a.	3	≈1360	60	ХЧЦР
Senecio nemorensis L.	40	R. a., D. c.-v., D. j., Dus. c., M.-P. h.	4	1360—1600	40	»
Cirsium waldsteinii Rouy	68	Dus. c., M.-P. h.	4	≈1580	68	»
Aposeris foetida (L.) Less.	16	D. c.-v., D. j., M.-P. h.	2	1520—1600	16	»
Leontodon croceus Haenke	14	R. a., F. s.	2	≈1400	14 24	Чопик, 1976 ХЧЦР

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	2n	Ассоциация	Число ценопопуляций	Высота над уровнем моря, м	2n по литературным данным	
Scorzonera rosea Waldst. et Kit.	14	N. s., F. r.	6	1400—1600	14	ХЧЦР
Achyrophorus uniflorus (Vill.) Bluff et Fingerh.	10	F. r., Rh. c.	2	≈1400	10	»
Taraxacum nigricans (Kit.) Reichenb.	32	D. c.-v.	2	≈1600	32	»
Cicerbita alpina (L). Wallr.	18	Dus. c.	2	≈1600	18	»
Hieracium pilosella L.	36	F. r.	2	1430—1600	36, 39, 45, 54, 63	»
H. aurantiacum L.	30	N. s., F. r.	5	1380—1500	30, 36, 45	»
H. transsilvanicum Heuff.	18	N. s.	3	1380—1600	18	»
Veratrum album L.	32	M.-P. h.	2	≈1580	32	»
Allium sibiricum L.	16	D. c.-v.	1	≈1350	16	»
Crocus heuffelianus Herb.	14	N. s., F. s.	2	1380—1500	14	»
Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin	12	M.-P. h., N. s., F. s., D. c.-v., D. j., Dus. c.	3	1380—1787	12	»
L. luzuloides (Lam.) Dandy et Willmott	12	M. rh., F. s., N. s., F. r., D. j.	3	1380—1785	12	»
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve	10	N. s., F. r., D. c.-v., D. j., Rh. c., F. s.	14	1300—2000	10, 10+1—2B, 20 10	» Пашук, 1970, 1980
Phleum alpinum L.	14	R. a., N. s., F. r.	4	1360—1600	14, 28	ХЧЦР
Alopecurus pratensis L.	28+2B	R. a.	2	≈1360	28, 28+1—6B, 42	»
Agrostis tenuis Sibth.	28	R. a., N. s., F. r.	4	1360—1450	28, 28+B, 28—31, 32, 33—35, 41	»
Helictotrichon versicolor (Vill.) Pilg.	14	F. r., M. rh., F. s.	4	1400—1785	14	»
Deschampsia caespitosa (L.) Beauv.	26+1—2B	D. j., Dus. c., M.-P. h., M. rh., Rh. c., F. s., R. a., N. s., F. r., D. c.-v.	18	1300—1780	24—25, 24—26, 26, 26+1B+1f, 26+1B, 27, 28 26, 26+1—2B	» Пашук, 1975, 1977, 1980
Poa chaixii Vill.	14	N. s.	4	1360—1600	14	ХЧЦР
P. alpina L.	14	R. a., F. r.	3	1360—1500	14, 14+1B, 14+1—3B, 14+1—12B, 21, 32, 34, 35, 42	»
P. annua L.	28	N. s.	3	≈1360	14, 28	»
Festuca regeliana Pavl.	28	Dus. c.	1	≈1600	42 28	» Пашук, 1972
F. rubra L.	42	R. a., F. r.	3	1360—1430	14, 28, 42, 56, 70, 46, 47+1, 53+1	ХЧЦР
F. picta Kit.	14	N. s., F. r., D. j., M.-P. h., Rh. c., F. s., D. c.-v.	6	1400—1800	14	Пашук, 1972
F. supina Schur	14	F. r., D. c.-v., D. j., M. rh., F. s., U. c.	8	1430—1820	14	ХЧЦР
F. porcii Hack.	28	Dus. c.	1	≈1360	28	Пашук, 1972
Nardus stricta L.	26	N. s., F. r., D. c.-v., D. j., M. rh., Rh. c., F. s.	12	1350—1785	24, 25, 26, 28, 26—30	ХЧЦР

возраста (Favarger, 1961, 1967; Чопик, 1976). Как известно (Contandriopoulos, 1962), схизоэндемические таксоны имеют такое же число хромосом, как и близкородственные виды, являющиеся довольно часто эндемиками других территорий. К таким видам мы отнесли *Doronicum carpaticum* (2n=60), *Geranium alpestre* (2n=28), *Primula poloninensis* (2n=22), *Pulmonaria filarszkyana* (2n=14), *Hypericum alpigenum* (2n=16), *Phyteuma vagneri* (2n=24). Соответственно близкородственны с ними *Doronicum cordatum* (2n=60), *Geranium sylvaticum* (2n=28), *Primula elatior* (2n=22), *Pulmonaria rubra* (2n=14), *Hypericum montanum* (2n=16), *Phyteuma betonicaefolium* (2n=24). Апоэндемические таксоны — полиплоидные, моложе близкородственных с ними диплоидов: *Symphytum cordatum* (2n=72), *Ranunculus carpaticus* (2n=28), *Cirsium waldsteinii* (2n=68), *Festuca porcii* (2n=28). Близкородственны с ними *Symphytum cordatum* (2n=18), *Ranunculus montanus* (2n=16), *Cirsium rivulare* (2n=34), *Festuca appenina* (2n=14). Патроэндемические таксоны старше близкородственных с ними полиплоидных форм. К таким видам мы отнесли *Chrysosplenium alpinum* (2n=32), близкородственный с *Ch. oppositifolium* (2n=42), и *Festuca regeliana* (2n=28), близкородственный с *F. orientalis* (2n=42).

Выделены диплоидные и полиплоидные виды, имеющие сравнительно малоспециализированные хромосомные наборы (Попов, 1949; Чопик, 1976) (табл. 2). Диплоидами являются *Trollius transsilvanicus*, *Pulsatilla alba*, *Ranunculus breyninus*, *Hypericum alpigenum*, *H. maculatum*, *Cardamine opizii*, *Cardaminopsis halleri*, *C. ovirensis*, *Potentilla aurea*, *Euphorbia amygdaloides*, *Viola biflora*, *Chaerophyllum cicutaria*, *Ch. aromaticum*, *Anthriscus sylvestris*, *Ligusticum mutellina*, *Moneses uniflora*, *Primula poloninensis*, *Pulmonaria filarszkyana*, *Galeopsis speciosa*, *Veronica serpyllifolia*, *V. baumgartenii*, *Pedicularis verticillata*, *Valeriana tripteris*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Aposeris foetida*, *Leontodon croceus*, *Laserpitium alpinum*, *Achyrophorus uniflorus*, *Scorzonera rosea*, *Cicerbita alpina*, *Allium sibiricum*, *Luzula sylvatica*, *L. luzuloides*, *Anthoxanthum alpinum*, *Phleum alpinum*, *Helictotrichon versicolor*, *Poa chaixii*, *Festuca picta*, *F. supina* и другие, а полиплоидами — *Ranunculus carpaticus*, *Chrysosplenium alpinum*, *Geranium alpestre*, *Viola declinata*, *Soldanella hungarica*, *Phyteuma vagneri*, *Adenostyles alliariae*, *Homogyne alpina*, *Doronicum carpaticum*, *D. austriacum*, *Senecio nemorensis*, *Cirsium waldsteinii*, *Symphytum cordatum*, *Festuca porcii*, *F. orientalis*, *Nardus stricta*.

Из числа исследованных видов травянистых многолетников на диплоиды приходится 46, на полиплоиды — 54 %; из них палеополиплоидов 15, а мезо- и неополиплоидов 39 %.

В исследованных фитоценозах установлены индексы плоидности (табл. 2). Индекс 1.0—1.5 характерен для комплексов осоковых и сфагновых болот (Deschampsieto caricoso-varioherbosum), приальпийских лугов (Festucetum supinae), сосновых криволесий (Mugheto-Piceeto herbosum, Myrtilletum rhodococcosum), а также привершинных кустарничковых формаций (Uliginetum

ТАБЛИЦА 2

Индексы плоидности в фитоценозах Черногоры

Фитоценозы, высота над уровнем моря, м	Число видов	Индекс плоидности
Rumicetum alpini, 1360	26	0.5 (9 : 17)
Nardetum strictae, 1380	28	0.7 (12 : 16)
Festucetum rubrae, 1440	21	0.9 (10 : 11)
Deschampsietum caricoso-varioherbosum, 1520	26	1.3 (15 : 11)
Deschampsietum juniperosum, 1540	27	0.9 (13 : 14)
Duschekietum calamagrostiosum, 1580	25	0.6 (10 : 15)
Mugheto-Piceetum herbosum, 1580	22	1.0 (11 : 11)
Myrtilletum rhodococcosum, 1650	13	1.1 (7 : 6)
Rhododendretum calamagrostiosum, 1750	17	0.8 (8 : 9)
Festucetum supinae, 1780	21	1.6 (13 : 8)
Uliginetum cetrariosum, 1820	9	1.2 (5 : 4)

cetrariosum). Индекс 0.6—0.9 присущ комплексу вторичных субальпийских лугов (Nardetum strictae, Festucetum rubrae, Rhododendretum calamagrostiosum), вторичным луговичникам на месте можжевельничников (Deschampsietum juniperosum) и ольховым криволесьям (Duschekietum calamagrostiosum). Самый малый индекс плоидности (около 0.5) — во вторичных рудеральных ценозах, возникших на месте елового леса (Rumicetum alpini).

ЛИТЕРАТУРА

Малиновський К. А. Рослинність Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 277 с. — *Пашук Х. Т.* Цитологічне дослідження роду *Anthoxanthum* L. в Українських Карпатах. — Укр. бот. журн., 1970, т. 24, № 4, с. 435—439. — *Пашук Х. Т.* Еколого-цитологічна характеристика автотрофних компонентів деяких біогеоценозів Карпат. — В кн.: Дослідження біогеоценозів західних областей УРСР, їх раціональне використання та охорона. Київ: Наук. думка, 1972, с. 24—26. — *Пащук Х. Т.* Еколого-цитологічна характеристика автотрофних компонентів. — В кн.: Біологічна продуктивність лучних біогеоценозів субальпійського поясу Карпат. Київ: Наук. думка, 1974, с. 82—93. — *Пашук Х. Т.* Цитологічна характеристика основних фітокомпонентів. — В кн.: Біологічна продуктивність смерекових лісів Карпат. Київ: Наук. думка, 1975, с. 78—81. — *Пашук К. Т.* Анализ естественного мутационного процесса у некоторых представителей флоры высокогорья Карпат. — В кн.: VII Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез докл. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1977, с. 78—79. — *Пашук К. Т.* Сравнительные цитогенетические исследования луговика дернистого и душистого колоска альпийского в первичных и вторичных сообществах Карпат. — Цитология и генетика, 1980, т. 14, № 4, с. 47—53. — *Пашук Х. Т.* Особливості мейозу в деяких мезо- і гігрофітів. — Укр. бот. журн., 1982а, т. 39, № 4, с. 85—87. — *Пашук К. Т.* Числа хромосом некоторых эндемиков Черногоры (Украинские Карпаты). — В кн.: VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». Свердловск, 1982б, с. 37. — *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во Моск. об-ва испытат. природы, 1949. 300 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 928 с. — *Чопик В. І.* Високогірна флора Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1976. 268 с. — *Contandriopoulos J.* Récherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. — An. Fac. Sc. Marseille, 1962, vol. 32, p. 1—354. — *Favarger C.* Sur l'emploi les nombres chromosomiques en geographie botanique. — Ber. geobot. Forsch.: Inst. Rübel, 1961, vol. 32. — *Favarger C.* Cytologie et distribution des plantes. — Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 1967, vol. 42, N 2. — *Löve A.* Chromosome number reports LXX. — Taxon, 1981, vol. 30, N 1, p. 68—80. — *Pignatti S.* Il significato delle specie poliploidi nelle associazioni vegetali. Nota preliminare. — Atti Ist. veneto sci. lettere ed arti Cl. sci mat. e natur., 1959—1960, N 118, p. 75—98. — *Sax K.*, *Sax H.* Chromosome number and morphology in the Conifers. — J. Arn. Arbor. 1933, vol. 14, N 4, p. 356—374. — *Wegener K.* Chromosomenzahlen aus Wurzelspitzen von *Alchemilla* — Arten der Sektionen *Pentaphyllon* Rothm. und *Brevicaulon* Roth. — Biol. Zentralbl., 1967, Bd 86, N 6.

г. Львов

В окончательной редакции 22 XII 1986.

УДК 581.33 : 620.187

Бот. журн., т. 72, № 8

Т. А. Плющ, В. П. Банникова, М. Н. Гвилава

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ЦИТОПЛАЗМЫ КЛЕТОК ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *CREPIS TECTORUM* (*ASTERACEAE*), *EPILOBIUM HIRSUTUM* (*ONAGRACEAE*) И *PEPEROMIA BLANDA* (*PIPERACEAE*)

T. A. PLYUSHCH, V. P. BANNIKOVA, M. N. GVILAVA.
MORPHOMETRIC ANALYSIS OF THE CYTOPLASM ULTRASTRUCTURE IN THE EMBRYO SAC CELLS OF *CREPIS TECTORUM* (*ASTERACEAE*), *EPILOBIUM HIRSUTUM* (*ONAGRACEAE*) AND *PEPEROMIA BLANDA* (*PIPERACEAE*)

На основании морфометрического анализа ультраструктуры цитоплазмы клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum*, *Epilobium hirsutum* и *Peperomia blanda* делается вывод о том, что разные клетки зародышевого мешка одного растения могут иметь больше общих черт, чем функционально однотипные клетки зародышевого мешка разных видов.

В этом сообщении представлены краткое описание ультраструктуры клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum* L., *Epilobium hirsutum* L., *Peperomia blanda*

Н. В. et К. и данные ее морфометрического анализа. Подробно ультраструктура зародышевого мешка этих растений описана в наших предыдущих публикациях (Плющ, 1982а, б; Гвилава, 1985; Плющ и др., 1986).

Материал и методика

Фрагменты соцветий *Crepis tectorum*, *Peperomia blanda* и завязей *Epilobium hirsutum* фиксировали 3%-м раствором глутарового альдегида с дофиксацией 2%-м раствором OsO_4 на 0.1 М фосфатном буфере при температуре +6°. Материал обезвоживали в этиловом спирте и абсолютном ацетоне и заключали в эпон или смесь эпона с аралдитом. Срезы, приготовленные на ультратоме LKB-III, контрастировали в уранилацетате (5 мин) и цитрате свинца (15 мин). Просмотр и фотографирование препаратов производили на микроскопах JEM-100B и TESLA BS-500.

Морфометрический анализ электроннограмм выполнен по методике, описанной Е. В. Киселевой с соавторами (1974). Съемку препаратов производили при небольшом увеличении и негативное изображение через фотоувеличитель проецировали на бумагу. На изображения клеток накладывали тестовую решетку с шагом 0.5 см (правильность выбора шага проверена на миллиметровой сетке) и учитывали узлы решетки (P), попадающие на однотипные профили. Вычисляли $\frac{P_{\text{орг}}}{P_{\text{цит}}}=\frac{S_{\text{орг}}}{S_{\text{цит}}}=\frac{V_{\text{орг}}}{V_{\text{цит}}}\times 100\%$ для клетки. Анализировали продольные срезы, что позволяло учитывать поляризацию некоторых типов клеток относительно их продольной оси. Число исследованных срезов одной клетки различно. У *P. blanda*, как правило, просчитывали лишь один срез клетки, у *C. tectorum* — 3—4. Число исследованных клеток каждого типа также различно. Например, у *C. tectorum* проанализированы 9 яйцеклеток и 20 антипод. Естественно, что число проанализированных клеток недостаточно для утверждения статистической достоверности полученных данных (статистическая обработка производилась на ЭВМ СМ-3). Об этом свидетельствует большая ошибка среднего для некоторых параметров. Тем не менее, учитывая сложность морфометрического анализа клеток зародышевого мешка, а также то, что этот анализ в большей мере объективен, чем визуальные описания электроннограмм клеток, мы сочли возможным привести его результаты в настоящем сообщении. При подсчете рибосом учитывались все видимые рибосомы на определенной площади среза.

Результаты и их обсуждение

Зародышевый мешок *Crepis tectorum* — Polygonum-типа, моноспорический, трехмитозный, развивается из халазальной макроспоры, состоит из яйцеклетки, двух синергид, центральной клетки и 5—7 антипод.

Клетки яйцевого аппарата характеризуются полярным расположением ядра и крупных вакуолей. Топография клеток различна: базальные концы синергид занимают микропилярный выступ зародышевого мешка, тогда как базальный конец яйцеклетки располагается несколько ниже. Полисахаридные оболочки наблюдаются только в базальных частях клеток. Их апикальные концы, так же как микропилярный полюс центральной клетки, окружены только плазмалеммами. Участки плотного контакта плазмалемм чередуются с участками, где плазмалеммы располагаются на расстоянии друг от друга.

В зародышевом мешке *C. tectorum* ультраструктурная дифференциация клеток осуществляется в период их формирования. В ходе развития зародышевого мешка до и после оплодотворения значительных изменений ультраструктуры клеток не происходит. При увеличении клеток плотность распределения органелл цитоплазмы постоянно высокая.

Особенно характерно для клеток зародышевого мешка *C. tectorum*, за исключением яйцеклетки (табл. I, *1*), значительное развитие трубчатого ретикулума (ТР). В синергидах и антиподах он наиболее многочислен, но динамика его развития в этих клетках различна. В синергидах (табл. I, *2*) ТР наблюдается с ранних этапов развития клеток. В антиподах (табл. I, *3*, *4*) ТР формируется позднее, при этом первоначально он присутствует не во всех клетках. В зародышевом мешке перед оплодотворением и после него ТР во всех антиподах многочислен. Ранее в зародышевом мешке *Crepis capillaris* (Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973) и *C. tectorum* (Godineau, 1966, 1969) ТР не был описан. J. Godineau (1966, 1969) отмечает наличие в микропилярном конце синергид многочисленных пузырьков, которые, по всей видимости, аналогичны описываемому нами ТР. Различие в интерпретации электроннограмм может быть обусловлено применением различных методов фиксации материала (Godineau использовал для фиксации материала $KMnO_4$ и OsO_4).

Зародышевый мешок *Epilobium hirsutum* — Oenothera-типа, моноспорический, двухмитозный, развивается из микропилярной мегаспоры, состоит из яйцеклетки, двух синергид и центральной клетки, антиподы не образуются.

Поляризация клеток яйцевого аппарата, их расположение в зародышевом мешке и строение оболочек такие же, как у *C. tectorum*, но в синергидах *E. hirsutum* хорошо развиты выросты микропилярного участка оболочки (нитчатый аппарат), отсутствующие в синергидах *C. tectorum*. Выросты оболочки центральной клетки, имеющиеся у *C. tectorum*, у *E. hirsutum* не наблюдаются.

В ходе развития зародышевого мешка *E. hirsutum* аналогично зародышевому мешку *C. tectorum*, до оплодотворения ультраструктура клеток трансформируется незначительно. Отметим, что для синергид *E. hirsutum* характерны концентрация митохондрий вблизи нитчатого аппарата и ориентация длинных цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭР), расположенных в пристенном слое цитоплазмы, вдоль продольной оси клетки. Кроме длинных узких гранулярных цистерн ЭР, в синергидах встречаются гранулярные короткие широкие цистерны, обозначенные на табл. I, *5* стрелкой. В яйцеклетке и центральной клетке ЭР представлен только узкими цистернами.

После оплодотворения увеличиваются число митохондрий в зиготе, число диктиосом в ценоцитной эндоспермальной клетке, возрастает число рибосом в этих клетках. В сохранившейся синергиде число рибосом, напротив, уменьшается, как и число элементов ЭР.

Зародышевый мешок *Peperomia blanda* — Peperomia-типа, тетраспорический, трехмитозный, содержит яйцеклетку, две синергиды, центральную и латеральные клетки. Латеральные клетки, гомологичные антиподам, располагаются в халазальном и латеральных участках зародышевого мешка. Число латеральных клеток, так же как и число ядер в центральной клетке, варьирует.

К числу характерных особенностей зародышевого мешка *P. blanda* относятся полное отсутствие полисахаридных оболочек клеток (в зародышевом мешке до оплодотворения) и слабая морфологическая дифференциация клеток яйцевого аппарата.

Ультраструктура зародышевого мешка *P. blanda* (табл. II) изменяется в процессе его развития. До оплодотворения во всех клетках отмечается почти полная редукция ЭР, резорбируются липиды, увеличивается число рибосом. Ядра яйцеклетки, центральной и латеральных клеток изменяют форму от округлой до лопастной (ядра синергид сохраняют ровный контур оболочки). После оплодотворения во всех клетках увеличивается число органелл цитоплазмы. Развивается ЭР, в том числе трубчатый, отсутствовавший в зародышевом мешке до оплодотворения (далее, в табл. 3, *Б* данные о степени развития ЭР отсутствуют из-за методических трудностей их определения). Степень развития ретикулума в клетках разных типов различна. В первичной клетке эндосперма в наибольшей мере развит цистерноидный ЭР, здесь мощные эргастоплазматические зоны концентрируются около оболочки клетки. В несколько меньшей степени цистерноидный ретикулум развит в зиготе. В сохранившейся синергиде и латеральных клетках цистерны ЭР немногочисленны. ТР наиболее обилен в зиготе, его элементы присутствуют также в большом количестве в первичной клетке эндосперма, они немногочисленны в сохранившейся синергиде и латеральных клетках. Полисахаридные оболочки клеток становятся заметными на этапе завершения слияния ядер гамет. В этот период на оболочке первичной клетки эндосперма формируются выросты.

Структура клеточных органелл зародышевого мешка изученных растений типична для растительной клетки. Подробно она описана в наших ранних сообщениях.

В задачу исследования входило выявление общих и специфических черт в ультраструктуре однотипных клеток зародышевого мешка. К общим чертам можно отнести сходные поляризацию и топографию клеток яйцевого аппарата у *C. tectorum* и *E. hirsutum*, отсутствие у этих видов полисахаридных оболочек на апикальных концах яйцеклетки и синергид и микропилярном полюсе центральной клетки, что свойственно многим растениям. Следует также указать на чрезвычайно слабую хроматизацию ядер во всех клетках зародышевого мешка исследованных видов, за исключением антипод *C. tectorum*, в ядрах которых преобладает конденсированный хроматин, и на наличие в зародышевом мешке пластид только типа лейкопластов. Как правило, пластиды и митохондрии в клетках разных типов зародышевого мешка одного вида имеют сходное строение.

Однотипные клетки зародышевого мешка изученных растений значительно различаются по своей структуре. Это хорошо видно из данных, представленных в табл. 1; 2, А; 3, А. Так, в яйцеклетке *C. tectorum* преобладают митохондрии, их объем более чем в 2 раза превышает объем пластид. В яйцеклетке *P. blanda* объем митохондрий и пластид приблизительно равный, а в яйцеклетке *E. hirsutum* объем пластид больше объема митохондрий. Так же в центральной клетке *C. tectorum* митохондрий больше, чем пластид; в центральной клетке *E. hirsutum*, напротив, больше пластид, чем митохондрий. У *P. blanda*, судя по данным табл. 3, А, объем митохондрий и пластид в центральной клетке приблизительно равный, однако следует указать, что у *P. blanda* анализировалась преимущественно цитоплазма микропилярного участка клетки. В целом плотность распределения пластид в центральной клетке *P. blanda* ниже, чем указанная в табл. 3, так как в халазальной половине клетки пластиды встречаются крайне редко. Яйцеклетка и центральная клетка зародышевого мешка исследованных растений различаются также по степени развития ЭР и аппарата Гольджи, плотности распределения. рибосом.

По ряду признаков клетки зародышевого мешка одного вида более сходны между собой, чем функционально однотипные клетки зародышевого мешка разных видов. Это сходство проявляется в степени развития ЭР и аппарата Гольджи, соотношении хондриома и пластидома, насыщенности клеток рибосомами. Так, до оплодотворения в клетках зародышевого мешка *C. tectorum*, за исключением яйцеклетки, значительно развит ТР, в клетках зародышевого мешка *E. hirsutum* — цистерноидный ретикулум, в клетках зародышевого мешка *P. blanda* ЭР развит очень слабо. В яйцеклетке и центральной клетке зародышевого мешка *C. tectorum*, как уже отмечалось, митохондрий больше, чем пластид, тогда как в этих клетках у *E. hirsutum*, напротив, больше пластид, чем митохондрий. Плотность распределения рибосом наиболее низкая в клетках зародышевого мешка

ТАБЛИЦА 1

Парциальный объем органелл и липидов в цитоплазме (%), число рибосом в 1 мкм^2 гиалоплазмы в клетках зародышевого мешка *Crepis tectorum* до оплодотворения

Органеллы	Яйцеклетка	Синергиды	Центральная клетка	Антиподы
Митохондрии	12.2±0.8	8.5±0.6	6.3±1.0	7.9±1.0
Пластиды	5.4±0.6	2.4±0.6	2.1±0.2	2.2±1.0
Диктиосомы	2.0±0.3	2.7±0.4	1.1±0.3	1.2±0.2
Цистерноидный ЭР	1.3±0.1	0.8±0.1	1.6±0.3	1.1±0.1
Трубчатый ЭР	0.6±0.1	6.4±0.8	4.0±0.4	6.2±0.6
Липидные капли	1.0±0.2	0.2	1.0±0.5	1.4±0.4
Число рибосом	1052±29	941±27	797±50	974±42
Общий объем органелл в цитоплазме	21.5	21	15.1	12.4 (19.6 с трубчатым ЭР)
Объем цитоплазмы в клетке	40	50	23	77
Общий объем цитоплазматических органелл в клетке	8.4	10.5	3.45	9.5 (14.3 с трубчатым ЭР)

P. blanda, самая высокая в зародышевом мешке *E. hirsutum*. Таким образом, можно полагать, что видоспецифические признаки в ультраструктуре клеток зародышевого мешка изученных растений (до оплодотворения) выражены в значительно большей степени, чем признаки, характеризующие специфику функционирования однотипных клеток. В то же время разные клетки зародышевого мешка одного вида имеют характерные отличия.

В табл. 2, Б и 3, Б представлены парциальные объемы органелл цитоплазмы клеток зародышевого мешка *E. hirsutum* и *P. blanda* после оплодотворения. У *E. hirsutum* и *C. tectorum* ультраструктура клеток после оплодотворения изменяется незначительно, в то время как у *P. blanda* в клетках отмечается существенное увеличение числа органелл, что указывает на повышение их метаболической активности. Возможно, это связано с тем, что развитие зародыша и эндосперма сопряжено на первых этапах с интенсивными клеточными делениями и изначально требует довольно высокого уровня метаболической активности зиготы и первичной клетки эндосперма. По всей видимости, этот уровень у *C. tectorum* и *E. hirsutum* достигнут еще до оплодотворения, в то время как у *P. blanda* до оплодотворения он низкий и достигается после оплодотворения.

ТАБЛИЦА 2

Парциальный объем органелл и липидов в цитоплазме (%),
число рибосом в 1 мкм^2 гиалоплазмы
в клетках зародышевого мешка *Epilobium hirsutum*

Органеллы	А. До оплодотворения		
	яйцеклетка	синергиды	центральная клетка
Митохондрии	5.45±0.46	7.24±0.79	7.0±1.4
Пластиды	8.3±1.0	3.6±0.8	12.8±2.5
Диктиосомы	0.81±0.027	1.25±0.27	0.29±0.04
Цистерноидный ЭР	2.57±0.65	4.52±0.87	2.78±0.57
Липидные капли	3.6±0.12	0.41±0.19	3.8±0.73
Число рибосом	1665±81	2046±69	1365±69
Общий объем органелл в цитоплазме	17.2	16.1	22.9
Объем цитоплазмы в клетке	29	47	8.5
Общий объем цитоплазматических органелл в клетке	5.0	7.5	1.9
	Б. После оплодотворения		
	зигота	сохранившаяся синергида	2—4-ядерный (ценоцитный) эндосперм
Митохондрии	7.15±1.3	6.28±1.1	7.21±1.8
Пластиды	8.6±1.1	2.7±0.57	13.1±1.5
Диктиосомы	0.9±0.03	0.95±0.02	0.84±0.07
Цистерноидный ЭР	2.4±0.3	2.9±0.3	2.2±0.57
Липидные капли	3.7±0.18	0.2±0.003	0.9±0.001
Число рибосом	1934±70	1102±68	1438±98

ТАБЛИЦА 3

Парциальный объем органелл и липидов в цитоплазме (%),
число рибосом в 1 мкм^2 гиалоплазмы в клетках
зародышевого мешка *Peperomia blanda*

Органеллы	А. До оплодотворения		
	клетки яйцевого аппарата	латеральные клетки	центральная клетка
Митохондрии	4.97±0.37	11.24±0.59	7.23±1.36
Пластиды	5.81±0.72	—	7.60±2.1
Диктиосомы	0.32±0.098	0.44±0.04	0.28±0.24

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Органеллы	А. До оплодотворения		
	клетки яйцевого аппарата	латеральные клетки	центральная клетка
Цистерноидный ЭР	0.36±0.07	0.47±0.07	0.74±0.15
Липидные капли	1.69±0.62	3.55±0.77	5.28±1.73
Число рибосом	371±16	326±13	445±37
Общий объем органелл в цитоплазме	11.6	12.1	15.8
Объем цитоплазмы в клетке	56	50	12
Общий объем цитоплазматических органелл в клетке	6.5	6.0	1.9
	Б. После оплодотворения		
	зигота	латеральные клетки	первичная клетка эндосперма
Митохондрии	5.39±0.73	15.46±1.35	12.24±1.82
Пластиды	10.0±2.38	—	12.49±2.5
Липидные капли	4.27±1.37	4.53±0.65	4.48±0.50
Число рибосом	406±18	465±38	406±38

ЛИТЕРАТУРА

Гвилава М. Н. Субмикроскопическая характеристика зрелого зародышевого мешка *Epilobium hirsutum* L. — Изв. АН ГССР, 1985, т. 11, № 3, с. 168—172. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Гуляев В. А.* Некоторые данные по ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. после опыления. — Бюл. ГБС АН СССР, 1973, вып. 89 (С), с. 14—20. — *Киселева Е. В., Шилов А. Г., Христолюбова Н. Б.* Методы оценки основных стереологических параметров. — В кн.: Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СОАН СССР, 1974, с. 33—53. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Peperomia blanda* (*Piperaceae*). — Укр. бот. журн., 1982а, т. 39, № 4, с. 88—91. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) в процессе оплодотворения. — Укр. бот. журн., 1982б, т. 39, № 6, с. 30—36. — *Плющ Т. А., Банникова В. П., Главацкая О. М.* Ультраструктура зародышевого мешка *Crepis tectorum* L. до и после оплодотворения. — Укр. бот. журн., 1986, т. 43, № 6, с. 15—20. — *Godineau J. C.* Ultrastructure du sac embryonnaire du *Crepis tectorum* L.: les cellules du pole micropylaire. — C. R. Acad. Sci., Paris, 1966, t. 263, ser. D, N 12, p. 852—855. — *Godineau J. C.* Ultrastructure des synergides chez quelques Composées. — Rev. Cytol. Biol. Vég., 1969, t. 32, N 3—4, p. 209—226.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 3 IX 1985.

УДК 582.892

Бот. журн., т. 72, № 8

Фан Ван Дэ, И. В. Грушвицкий, Н. Т. Скворцова

АНОМАЛЬНЫЕ СОЦВЕТИЯ У *PANAX VIETNAMENSIS* (*ARALIACEAE*)

FAN VAN DE, I. V. GRUSHVITSKY, N. T. SKVORTSOVA.
ABNORMAL INFLORESCENCES OF *PANAX VIETNAMENSIS* (*ARALIACEAE*)

В ходе работ по выращиванию *Panax vietnamensis* в посадках корневищных черенков на 3-й и 4-й годы развития этих растений выявлены экземпляры с аномальной структурой соцветия, представляющего собой не типичный для этого вида простой зонтик, а сложный зонтик, сходный по строению с соцветием большинства представителей сем. *Apiaceae*.

Полученные результаты дают дополнительные данные к характеристике *P. vietnamensis*, описанного в 1985 г., а также, по-видимому, устанавливают еще одно звено, подтверждающее наличие филогенетической близости семейств *Araliaceae* и *Apiaceae*.

Новый для науки вид рода *Panax* L. — *P. vietnamensis* Ha et Grushv. (Ха Тхи Зунг, Грушвицкий, 1985) привлек к себе в СРВ повышенное внимание не только как новый эндемик вьетнамской флоры, но и как источник ценного

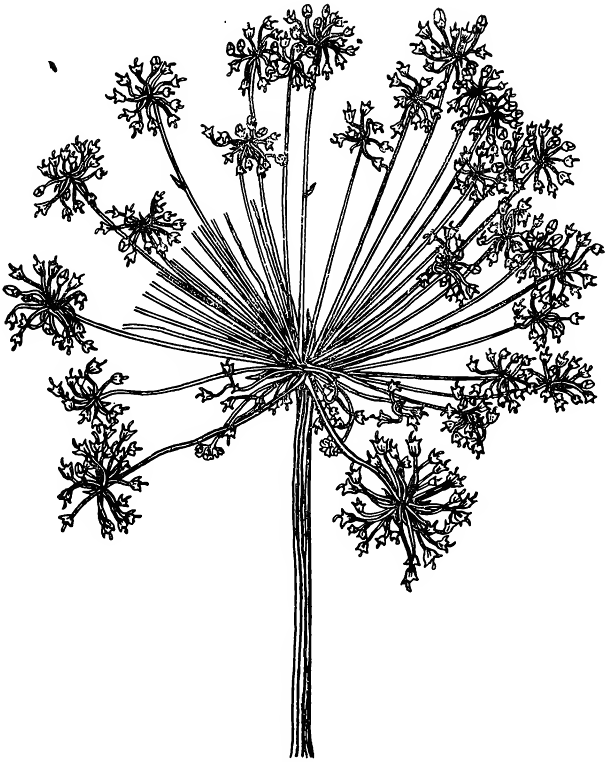


Рис. 1. Аномальное соцветие типа сложный зонтик у *Panax vietnamensis* у экземпляра № 1. Рисунок выполнен по гербарному образцу.

лекарственного сырья. За короткий, начавшийся еще до первоописания период с 1977 г. были развернуты плантации этого растения, сначала в местах его естественного произрастания на высоте 1800 м над ур. м., позднее и на более низком уровне — около 1100 м над ур. м. с общим числом в несколько тысяч культивируемых растений. В специально учрежденном Научном центре по изучению «винапанакса» (панакса вьетнамского) развернулись комплексные исследования этого растения, в том числе и работы агробиологического профиля; один из авторов настоящей статьи Фан Ван Дэ возглавляет группу этого центра по возделыванию нового ценного лекарственного растения.

В ходе работ по введению панакса вьетнамского в культуру внимание Фан Ван Дэ привлекло наличие в посадках корневищных черенков (на 3-й и 4-й годы развития) экземпляров с аномальной структурой соцветия, представляющего собой не типичный для этого вида простой зонтик, а сложный зонтик, сходный по строению с соцветием большинства представителей семейства зонтичных (рис. 1, 2). У дикорастущего панакса вьетнамского и на плантациях от посева семян этого вида таких аномальных соцветий не наблюдалось.

В ходе проведенного анализа аномальных соцветий особое внимание авторов было обращено на гербарный образец растения с двумя надземными побегами, развившимися из терминальных почек на двух ответвлениях единого корневища: один из них нес нормальный простой зонтик, другой сформировал сложный зонтик (рис. 1), т. е. одна особь имела два столь отличающихся соцветия. Ниже приводятся морфологические описания двух аномальных соцветий различных растений.

Экземпляр № 1. Соцветие (рис. 1) плотное, почти шаровидной формы; цветонос 20 см дл., в 3 раза длиннее черешков листьев (у обычных растений — в 1.5—2 раза); сложный зонтик 6 см в диам., состоит из 40 простых зонтиков и 20 одиночных цветков на коротких цветоножках 0.5—1 см дл.; лучи сложного зонтика до 3.5 см дл., прямые, тонкие, покрытые мелкими сосочковидными выростами, с линейными до сердцевидных прицветниками 1—3 мм дл., образующими в основании соцветия своеобразную обертку; в двух случаях с 1 прицветником

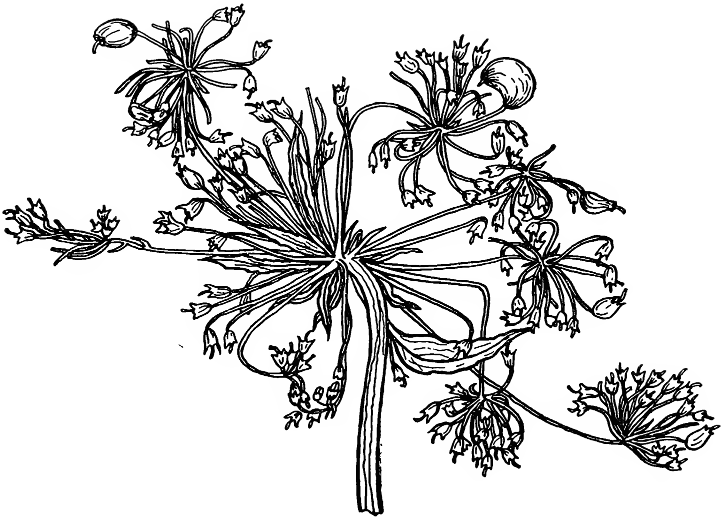


Рис. 2.

То же, что на рис. 1, у экземпляра № 2.

в средней части лучей. Зонтички (простые зонтики) 1—1.3 см в диам. (в 2—4 раза меньше обычных простых зонтиков этого вида) с 20—33 цветками на цветоножках 0.5—0.7 см дл. (у обычных простых зонтиков в 1.5—2 раза длиннее, 1.5—2 см дл.), густо покрытых мелкими сосочковидными выростами, с оберточкой из прицветничков.

Экземпляр № 2. Соцветие (рис. 2) рыхлое, эллипсоидальной формы (по наблюдениям на плантациях преобладают почти шаровидные). По большинству признаков это соцветие идентично с охарактеризованным, но отличается от предыдущего меньшим числом (10) лучей с зонтичками, большим числом (45) одиночных цветков в сложном зонтике и соответственно более рыхлым расположением зонтичков, в 2 раза более длинными цветоножками у одиночных цветков, несколько большим числом цветков в зонтичках (25—40). Несмотря на эти отличия, оба варианта, очевидно, следует считать одним типом соцветия, в принципе сходным со сложным зонтиком, а с точки зрения морфогенеза — результатом пролификации простого зонтика.

Существенных различий в строении цветков и плодов не было отмечено. В частности, у охарактеризованных аномальных соцветий сохраняется присущее обычным соцветиям этого вида 4-кратное преобладание цветков с одногнездной завязью и одним столбиком (80 %) и цветками с двумя стилодиями (20 %). Однако в аномальных соцветиях цветки несколько меньших размеров (чем у нормальных растений с простым зонтиком) и в них созревает лишь небольшое число плодов.

По наблюдениям Фан Ван Дэ, названные варианты аномалий в структуре соцветия хотя и редки, но не уникальны. На плантации на высоте 1800 м над ур. м. из 700 проверенных растений 15 (2.1 %) имели аномальные соцветия, из них 3 растения имели соцветия с плотным, как у приведенного экземпляра № 1, сложным зонтиком и 12 — с рыхлым, как у экземпляра 2, сложным зонтиком. На плантации на высоте 1100 м над ур. м. из 1258 растений 33 (2.6 %) были с аномальными соцветиями, из них одно с плотным и 32 с рыхлыми сложными зонтиками. Следует отметить наличие на тех же плантациях растений и с другими отклонениями в строении соцветия — кисть зонтиков, 2 зонтика на раздвоенном цветоносе, с олиственным цветоносом и другие, составившие соответственно около 7 и около 12 %. Необходимо подчеркнуть близость показателей встречаемости соцветий типа сложный зонтик на двух отличающихся плантациях (как 2.1 и 2.6 %), что, по-видимому, отражает некую закономерность. Полученные результаты дают дополнительные данные к характеристике *P. vietnamensis*. Интересны они и в плане установления еще одного звена, подтверждающего наличие филогенетической близости семейств аралиевых и зонтичных, тем более что в данном случае это звено составляют травянистые аралиевые, а не преобладающие в семействе древесные растения.

ЛИТЕРАТУРА

Ха Тхи Зунг, Грушвицкий И. В. Новый вид рода *Panax* (*Araliaceae*) из Вьетнама. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 518—522.

Ленинградский
химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 IV 1987.

УДК 612.015.4 : 58 (517.3)

Бот. журн., т. 72, № 8

Т. Г. Маслова, О. Ф. Попова, Н. Н. Слемнев, И. А. Попова

ПИГМЕНТЫ АССИМИЛИРУЮЩИХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ ГОБИ (МНР)

T. G. MASLOVA, O. F. POPOVA, N. N. SLEMNEV, I. A. POPOVA.
ASSIMILATING ORGAN PIGMENTS IN GOBI PLANTS (MONGOLIA)

Впервые получены данные о содержании хлорофиллов и каротиноидов в ассимилирующих органах 55 видов растений пустыни Гоби. Показано, что содержание пигментов у исследованных видов значительно варьирует и зависит от места обитания растений. Крайне низкое количество и хлорофиллов, и каротиноидов имеют виды, произрастающие в настоящей и крайнеаридной пустынях. Вместе с тем пигментный аппарат растений этих зон характеризуется повышенной долей ксантофиллов по отношению к хлорофиллам, что может быть связано с их защитной ролью в условиях повышенной инсоляции и температуры.

В формировании фитомассы растений основной вклад принадлежит фотосинтетической деятельности. В свою очередь фотосинтез связан с организацией фотосинтетического аппарата, главными компонентами которого являются пигменты пластид — хлорофиллы и каротиноиды. Особый интерес представляет изучение этого аппарата у растений, произрастающих в экстремальных условиях. В литературе имеются работы, показавшие своеобразие пигментного аппарата растений ряда пустынь (Наабер, 1975; Шабанова, 1981; Попова и др., 1984; Таджиева, 1985).

Нами впервые были получены данные о содержании хлорофиллов в ассимилирующих органах растений пустынной зоны Монголии — уникальной области Центральной Азии (Попова и др., 1984). Однако сведений о содержании каротиноидов у растений данного региона до сих пор не было. Целью настоящей работы явилось изучение содержания всех пигментов — хлорофиллов и каротиноидов — у большого числа видов растений Гоби.

Объекты и методы

Работа проводилась в составе совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции на территории двух регионов пустынной зоны Монголии — Северной и Заалтайской Гоби. Первый из них расположен на северном склоне (бэле) хр. Гурван-Сайхан системы Гобийского Алтая (Булган-сомон Южно-Гобийского аймака), второй — между горами Шинэ-Джинст, входящими в Гобийский Алтай, и Цаган-Богдо из горной системы Гобийского Тянь-Шаня (сомон Шинэ-Джинст Баян-Хонгорского аймака). Природные условия и растительность этих районов подробно описаны в трудах Советско-Монгольской экспедиции (Гунин и др., 1980; Рачковская, Гунин, 1980; Федорова, 1980; Пустынные степи. . ., 1980; Рачковская, Санчир, 1983).

Нами были исследованы пигменты у 55 видов растений, относящихся к различным жизненным формам, экологическим и таксономическим группам. При этом изучены представители разных типов растительности пустынной степи и остепненной пустыни, настоящих и крайнеаридных пустынь, а также для сравнения растения оазисов.

С целью определения содержания пигментов в естественных условиях обитания выбирали наиболее типичные для фитоценоза экземпляры растений. Из них брали 2 параллельные пробы, составленные из нескольких закончивших рост листьев. В зависимости от структуры ассимилирующих органов навески варьировали от 100 до 400 мг сырой массы. Пробы брали в период активной вегетации растений. Для каждого вида определение пигментов производили в разные вегетационные сезоны в течение 4—5 лет. По мнению В. Н. Любименко (1916), каждый вид характеризует максимальная величина содержания хлорофиллов и каротиноидов, поэтому при сравнении видов между собой мы использовали максимальные величины из полученных в разные годы.

Пигменты извлекали из листьев смесью ацетона с этанолом в пропорции 3 : 1 непосредственно на месте произрастания растений. Для последующего лабораторного анализа экстракты хранили в запаянных ампулах в темноте на протяжении 1.5—2 мес. Концентрацию хлорофиллов (а+б) измеряли в общей вытяжке пигментов на фотоэлектроколориметре. При хроматографировании каротиноидов использовали щелочные пластинки, приготовленные по методу Хагера в модификации Г. А. Корнюшенко и Д. И. Сапожникова (1969). При этом каротиноиды отделяли от хлорофиллов и раздельно элюировали β-каротин и сумму ксантофиллов. Содержание пигментов рассчитывали на единицу сырой и сухой массы листьев. Ошибка определения составляла ±5 %.

Результаты исследования

В табл. 1 приведены данные о содержании и соотношении зеленых и желтых пигментов у исследованных видов.

Растения расположены в порядке уменьшения концентрации хлорофиллов в расчете на единицу сырой массы ассимилирующих органов. Исследованные 55 видов характеризуются довольно большим разнообразием в содержании пигментов. Так, в расчете на 1 г сырой массы количество хлорофилла варьирует от 3.5 до 0.30 мг, общее содержание каротиноидов — от 0.60 до 0.067 мг, β-каротина — от 0.21 до 0.017 мг, а сумма ксантофиллов — от 0.40 до 0.042 мг. Таким образом, по содержанию пигментов крайние в ряду виды растений различаются примерно в 10 раз. Аналогичная картина наблюдается и при расчете на сухую массу. Для исследованных растений были рассчитаны коэффициенты корреляции между содержанием хлорофиллов и β-каротина, а также — хлорофиллов и ксантофиллов. Они оказались очень высокими — 0.94 и 0.96 соответственно. У видов, имеющих самое большое и самое малое количество пигментов, было оценено процентное содержание компонентов в комплексе. В табл. 2 сопоставлены по 2 вида из этих крайних групп.

Сравниваемые растения различаются не только по содержанию хлорофиллов и каротиноидов, но и по жизненной форме, структуре листа, экологии и фитоценотической роли в сообществах.

Echinochloa crusgalli — сорный однолетний мезофитный злак, обитающий на орошаемых участках оазисов. *Glycyrrhiza uralensis* представляет собой многолетнее травянистое растение со склероморфными листьями и занимает содоминирующее положение в оазисах, не затронутых хозяйственной деятельностью человека. *Anabasis brevifolia* — полукустарничек с суккулентными ассимилирующими побегами, типичный доминант полосы остепненных пустынь. *Halogeton glomeratus* — однолетняя солянка, которая может доминировать во всех типах растительности пустынь в дождливые годы.

Из данных, приведенных в табл. 2, следует, что растения, существенно различающиеся по многим признакам и имеющие 10-кратные различия в содержании пигментов, почти не различаются по процентному содержанию пигментов в их комплексе.

Вернемся к табл. 1. В ассимилирующих органах всех исследованных видов содержание хлорофиллов превосходит содержание каротиноидов в 4—7 раз. Такое соотношение между хлорофиллами и каротиноидами в комплексе лежит

ТАБЛИЦА 1

Содержание и соотношение пигментов в ассимилирующих органах растений Гоби

№ п/п	Вид	Экосистема	Хлорофиллы, мг/г массы		Каротиноиды, мг/г сырой массы			Хлорофиллы / каротиноиды
			сырой	сухой	β-каротин	ксантофиллы	общее содержание	
1	*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.	о	3.5	18.2	0.21	0.39	0.60	5.8
2	*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.	о	3.4	6.2	0.20	0.40	0.60	5.7
3	*Caragana leucophloea* Pojark.	оп	3.1	5.6	0.17	0.37	0.54	5.7
4	*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.	о	2.9	5.4	0.14	0.32	0.46	6.3
5	*Convolvulus arvensis* L.	о	2.7	9.6	0.13	0.26	0.39	6.9
6	*Elymus dasystachys* Trin.	о	2.7	5.0	0.16	0.33	0.49	5.5
7	*Sophora alopecuroides* L.	о	2.7	5.6	0.13	0.24	0.37	7.3
8	*Amygdalus pedunculata* Pall.	оп	2.6	3.7	0.16	0.34	0.50	5.2
9	*Oxytropis aciphylla* Ledeb.	оп	2.6	5.6	0.15	0.32	0.47	5.5
10	*Erodium tibetanum* Edgew.	оп	2.6	8.3	0.17	0.30	0.47	5.5
11	*Populus laurifolia* Ledeb.	о	2.5	7.8	—	—	—	—
12	*Astragalus grubovii* Sancz.	оп	2.4	5.1	0.12	0.29	0.41	5.8
13	*Aeluropus micrantherus* Tzvel.	о	2.4	8.1	—	—	—	—
14	*Astragalus monophyllus* Bunge.	оп	2.3	7.6	0.15	0.30	0.45	5.1
15	*Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern.	о	2.3	8.6	0.10	0.24	0.34	6.8
16	*Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi	оп	2.3	5.1	—	—	—	—
17	*Stipa gobica* Roshev.	оп	2.2	4.3	—	—	—	—
18	*S. glareosa* P. Smirn.	оп	2.1	4.8	—	—	—	—
19	*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski	о	2.0	5.0	—	—	—	—
20	*Dontostemon elegans* Maxim.	оп	2.0	9.2	0.10	0.23	0.33	6.1
21	*Artemisia sieversiana* Willd.	оп	1.9	7.5	0.11	0.21	0.32	5.9
22	*A. caespitosa* Ledeb.	оп	1.8	4.1	0.097	0.22	0.32	5.6
23	*Enneapogon borealis* (Griseb.) Honda	оп	1.8	6.7	0.097	0.20	0.30	6.0
24	*Asterothamnus centrali-asiaticus* Novopokr.	оп	1.8	4.4	0.085	0.24	0.32	5.6
25	*Atriplex sibirica* L.	о	1.6	6.7	0.078	0.16	0.24	6.7
26	*Cynanchum sibiricum* Willd.	о	1.6	9.6	0.087	0.20	0.29	5.5
27	*Ulmus pumila* L.	о	1.6	5.1	—	—	—	—
28	*Tamarix ramosissima* Ledeb.	о	1.5	3.2	0.085	0.17	0.26	5.8
29	*Ptilotrichum canescens* (DC.) C. A. Mey.	оп	1.4	3.6	0.093	0.19	0.28	5.0
30	*Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak.	оп	1.4	3.6	0.069	0.15	0.22	6.4
31	*Artemisia frigida* Willd.	оп	1.4	3.2	—	—	—	—
32	*Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze	о	1.3	5.9	0.075	0.13	0.20	6.5
33	*Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey.	оп	1.2	2.9	—	—	—	—
34	*Peganum harmala* L.	о	1.1	4.9	0.054	0.12	0.17	6.5
35	*Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim.	п	1.1	2.8	0.047	0.15	0.20	5.5
36	*Brachanthemum gobicum* Krasch.	п	1.1	4.4	—	—	—	—
37	*Chenopodium acuminatum* Willd.	о	0.99	6.5	—	—	—	—
38	*Coryspermum mongolicum* Iljin	п	0.95	4.0	0.068	0.16	0.23	4.1
39	*Nitraria sphaerocarpa* Maxim.	п	0.93	4.1	0.042	0.13	0.17	5.5
40	*N. roborovskii* Kom.	п	0.87	3.4	0.056	0.10	0.16	5.4
41	*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel	оп	0.85	4.1	0.050	0.086	0.14	6.1
42	*Ephedra przewalskii* Stapf	п	0.82	1.6	0.072	0.12	0.19	4.2
43	*Iljinia regelii* (Bunge) Korov.	п	0.72	3.2	—	—	—	—
44	*Lycium ruthenicum* Murr.	п	0.71	2.1	0.038	0.072	0.11	6.4
45	*Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze	п	0.67	3.6	0.043	0.087	0.13	5.2
46	*Sympegma regelii* Bunge	п	0.60	3.8	—	—	—	—
47	*Allium mongolicum* Regel	оп	0.58	5.1	0.034	0.082	0.12	4.8
48	*Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim.	п	0.48	3.8	—	—	—	—
49	*Z. potaninii* Maxim.	п	0.45	4.8	0.018	0.077	0.095	4.7
50	*Nitraria sibirica* Pall.	п	0.43	3.2	0.017	0.063	0.080	5.4
51	*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.	п	0.43	2.0	0.019	0.056	0.075	5.7
52	*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge	п	0.37	2.0	0.024	0.067	0.091	4.1

№ п/п	Вид	Экосистема	Хлорофиллы, мг/г массы		Каротиноиды, мг/г сырой массы			Хлорофиллы / каротиноиды
			сырой	сухой	β-каротин	ксантофиллы	общее содержание	
53	*Anabasis brevifolia* C. A. Mey.	оп	0.37	1.1	0.018	0.053	0.071	5.2
54	*Salsola passerina* Bunge	п	0.36	2.6	—	—	—	—
55	*Halogeton glomeratus* (Bieb.) C. A. Mey.	п	0.30	1.9	0.023	0.044	0.067	4.5

Примечание. Экосистемы: оп — остепненная пустыня и пустынная степь, п — настоящая и крайнеаридная пустыни, о — оазис. Названия видов даны по: Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.; Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 441 с.

ТАБЛИЦА 2

Содержание пигментов в ассимилирующих органах

Вид	% от суммы пигментов			мг/г сырой массы		
	хлорофиллы	β-каротин	ксантофиллы	хлорофиллы	β-каротин	ксантофиллы
Echinochloa crusgalli	85	5	10	3.5	0.21	0.39
Glycyrrhiza uralensis	85	5	10	3.4	0.20	0.40
Anabasis brevifolia	84	4	12	0.37	0.018	0.053
Halogeton glomeratus	82	6	12	0.30	0.023	0.044

в пределах изменчивости этого показателя у растений других ботанико-географических зон (Рабинович, 1951; Наабер, 1975; Горышина, 1979).

Охарактеризовав в целом исследованные нами виды гобийских растений по содержанию пигментов и соотношению их в пигментном аппарате, попытаемся рассмотреть эти характеристики в зависимости от условий местообитания растений и их систематической принадлежности.

Все исследованные растения Гоби произрастают в сходных условиях освещенности, а именно при очень высокой инсоляции, но при разных режимах увлажнения и температуры. Например, в экосистемах Заалтайской Гоби температура приземного слоя воздуха в крайнеаридной пустыне на 8—16° выше, чем в настоящей и остепненной (соответственно различается и дефицит влаги в воздухе). Температура почвы в оазисе Эхийн-Гол на 6—12° ниже, чем почвогрунтов окружающей зональной крайнеаридной полосы пустынь (Гунин и др., 1980). В этой же полосе пустынь выпадает и минимальное количество осадков — 6—58 мм; в других районах пустынной зоны дождей выпадает несколько больше — в среднем около 100 мм в год. Однако осадки, выпадающие in situ, определяют жизнедеятельность только мелкокорневых травянистых растений (Слемнев и др., 1983). Все же настоящие пустынные виды — полудревесные растения — в той или иной мере получают дополнительное увлажнение за счет стока с прилегающих территорий.

На рис. 1 представлено содержание пигментов у растений разных экосистем. Оказалось, что в районах с более благоприятными условиями среды — в оазисах, а также в пустынной степи и остепненной пустыне — встречаются виды с разнообразным содержанием пигментов. Виды с наиболее высоким содержанием пигментов найдены в оазисах. Здесь нет растений, имеющих количество хлорофиллов ниже 1, β-каротина — ниже 0.05, ксантофиллов — ниже 0.12 мг/г сырой массы. В пустынной степи и остепненной пустыне обнаружены виды как с высоким, так и с низким содержанием зеленых и желтых пигментов. В суровых условиях настоящих и крайнеаридных пустынь все исследованные растения имеют в ассимилирующих органах очень низкое содержание пигментов: хлоро-

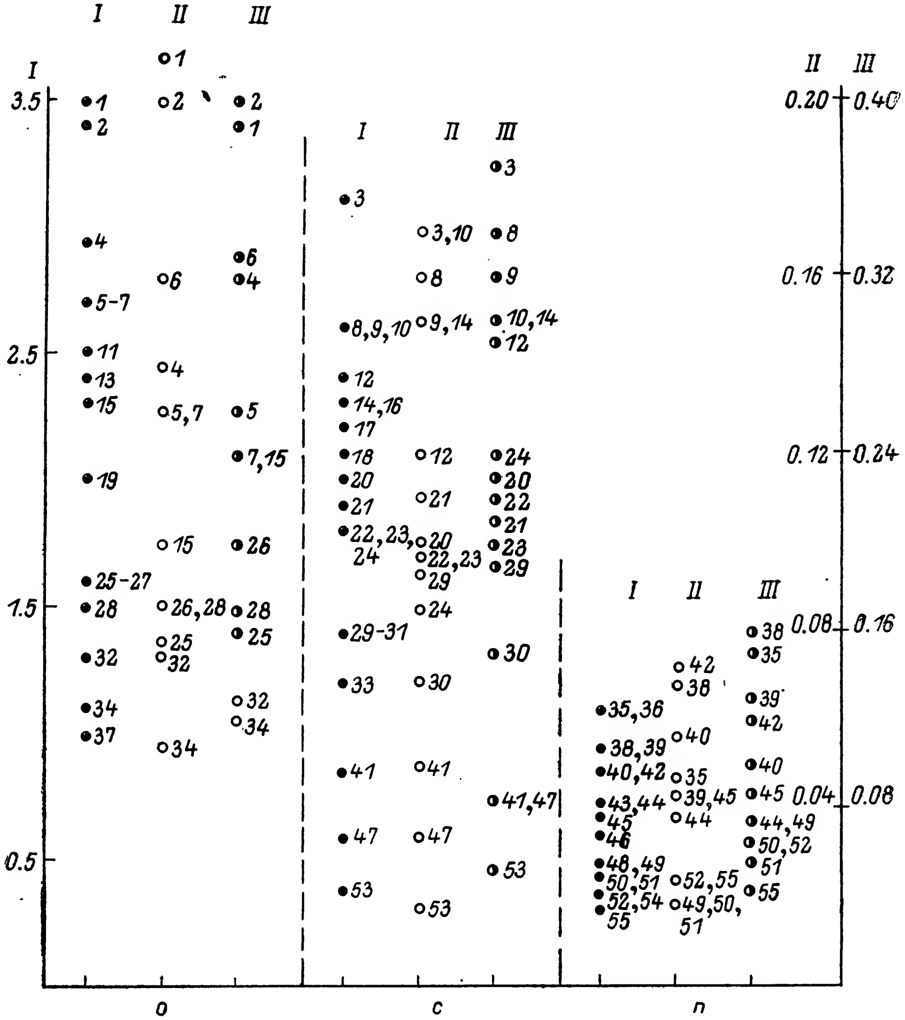


Рис. 1. Содержание пигментов пластид у растений разных экосистем.

На осях ординат: слева — хлорофиллы (*I*), мг/г сырой массы; справа — β-каротин (*II*) и ксантофиллы (*III*), мг/г сырой массы. Цифры у кружков соответствуют порядковому номеру вида в табл. 1. *п* — настоящая и крайнеаридная пустыни, *с* — пустынная степь и остепненная пустыня, *о* — оазис.

филлов — не выше 1.1, β-каротина — 0.07, ксантофиллов — 0.16 мг/г сырой массы.

При рассмотрении полученных данных в зависимости от систематической принадлежности изученных растений оказалось (табл. 1, рис. 2), что среди видов, имеющих крайне низкое содержание всех пигментов и обитающих в настоящих и крайнеаридных пустынях, большая часть относится к семействам *Chenopodiaceae* и *Zygophyllaceae*. Следует отметить, что представители сем. *Chenopodiaceae* не только занимают господствующее положение, но и являются активными ценозообразователями (Рачковская, Санчир, 1983). С другой стороны, большинство видов с наиболее высоким содержанием пигментов, произрастающих в оазисах и пустынно-степной полосе, принадлежит к семействам *Poaceae* и *Fabaceae*.

Интересные закономерности обнаружены при анализе соотношения отдельных компонентов пигментного комплекса у растений, взятых из различных экологических условий. На рис. 3 приведена частота встречаемости видов с различным соотношением хлорофиллов и каротиноидов. Эти соотношения были рассчитаны с учетом числа молекул зеленых и желтых пигментов в единице массы ассимилирующих органов. При этом ксантофиллы рассчитывались по молекулярному весу лютеина, количественно преобладающего в этой группе пигментов.

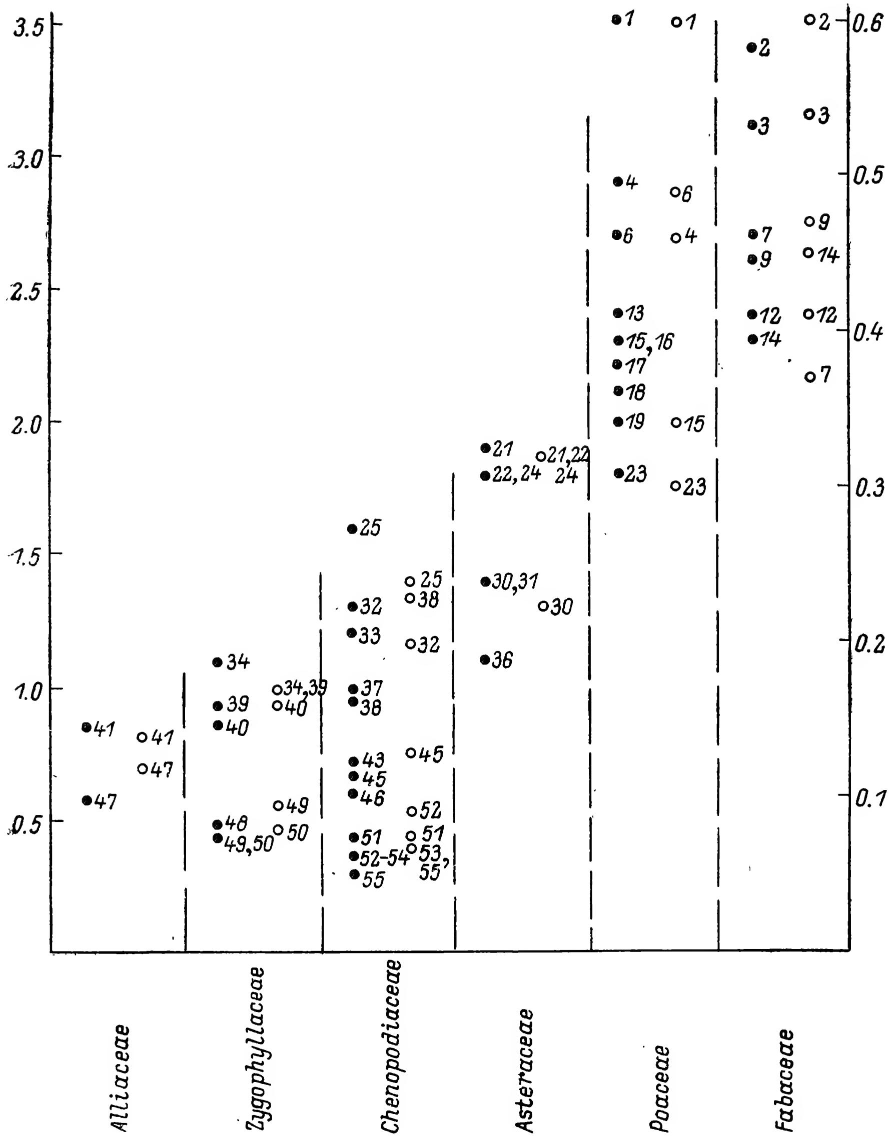


Рис. 2. Содержание хлорофиллов и каротиноидов у растений различных семейств.

На осях ординат: слева — хлорофиллы (*темные кружки*), мг/г сырой массы; справа — каротиноиды (*светлые кружки*), мг/г сырой массы. Цифры у кружков соответствуют порядковому номеру вида в табл. 1.

На рис. 3, *А* представлено соотношение числа молекул хлорофиллов и ксантофиллов в пигментном аппарате ассимилирующих органов растений из разных мест обитания. Видно, что больше половины растений крайнеаридной и настоящей пустынь имеют наиболее низкое отношение хлорофиллов к ксантофиллам — на 1 молекулу ксантофиллов приходится 4 молекулы хлорофиллов. В то же время растения из более благоприятных условий обитания (оазисы) характеризуются более высоким соотношением этих пигментов. Так, у 60 % оазисных видов оно равно 6. Следует отметить, что видов с соотношением пигментов, равным 4, в оазисах совсем не обнаружено. Растения остепненной пустыни по распределению видов по этому показателю занимают промежуточное положение.

На рис. 3, *Б* показана встречаемость (в процентах) видов с различным соотношением молекул хлорофиллов и β-каротина. Оказалось, что среди видов крайнеаридной и настоящей пустынь половина растений имеет низкое отношение хлорофиллов к β-каротину. На одну молекулу β-каротина у них приходится 7—9 молекул хлорофиллов. Другая половина пустынных растений имеет бóльшую величину этого показателя — 10—15. В отличие от этого среди растений

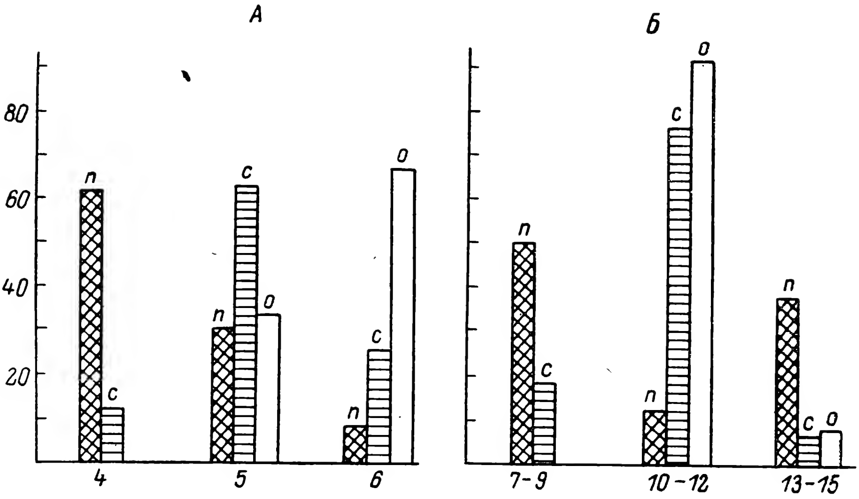


Рис. 3. Частота встречаемости видов с различным соотношением пигментов в пустынных экосистемах.

Цифры под горизонтальной осью: *А* — отношение числа молекул хлорофиллов к молекулам ксантофиллов, *Б* — отношение числа молекул хлорофиллов к молекулам β-каротина. *На оси ординат* — встречаемость видов, %. Обозначения, как на рис. 1.

оазисов практически нет видов с соотношением 7—9 и только около 10 % имеют 13—15, 90 % имеют соотношение 10—12. Большинство видов в остепненной пустыне имеет такое же соотношение.

Таким образом, отношение содержания хлорофиллов к содержанию каротиноидов различно у растений в разных подзонах пустыни Гоби. В суровых условиях подзон настоящей и крайнеаридной пустынь большинство растений имеет низкое отношение хлорофиллов к ксантофиллам, что свидетельствует об относительно высокой доли последних в пигментном комплексе.

Подводя итоги исследования, можно отметить следующие характерные черты пигментного аппарата растений Гоби. Подавляющее большинство видов, произрастающих в подзонах настоящей и крайнеаридной пустынь имеет очень низкое количество пигментов в расчете на массу ассимилирующих органов. Пигментный аппарат этих растений отличается повышенной долей ксантофиллов по отношению к хлорофиллам. Возможно, что высокое относительное содержание каротиноидов связано с их защитной функцией по отношению к хлорофиллам (Krinsky, 1971), что особенно существенно в условиях высоких инсоляции и температуры. Это тем более важно, что абсолютное содержание каротиноидов у растений названных регионов крайне мало.

ЛИТЕРАТУРА

Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 367 с. — *Гунин П. Д., Дедков В. П., Дедкова Н. А.* Радиационно-тепловой баланс и основные черты микроклимата. — Пробл. освоения пустынь, 1980, № 2, с. 30—46. — *Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И.* Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. — В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: ВИР, 1969, с. 181—192. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. — Зап. Имп. АН, 1916, т. 33, № 12. 274 с. — *Наабер Л. Х.* О пигментах растений жарких местообитаний. — В кн.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 3—14. — *Попова И. А.* О пигментах листьев памирских растений. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 11, с. 1550—1561. — *Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А., Маслова Т. Г.* Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 334—344. — *Пустынные* степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган-сомон). Л.: Наука, 1980. 182 с. — *Рабинович Е.* Фотосинтез. Т. 1. М.: Изд-во иностр. лит., 1951. 648 с. — *Рачковская Е. И., Гунин П. Д.* Комплексные стационарные исследования в Заалтайской Гоби. — Пробл. освоения пустынь, 1980, № 2, с. 5—11. — *Рачковская Е. И., Санчир Ч.* Флора Заалтайской Гоби. — В кн.: Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби (на примере пустынного стационара и Большого гобийского заповедника). Пущино, 1983, с. 26—28. — *Слемнев Н. Н., Болд Д., Казанцева Т. И., Федорова И. П., Якунин Г. К.* Опыт повышения продуктивности пастбищ остепненных пустынь в Заалтайской Гоби (МНР). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1533—1538. — *Таджиева Ф. Н.* Эколого-физиологическая характеристика фотосинтетического аппарата пустынных растений Юго-Западного Кызылкума: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1985. 20 с. — *Федорова И. Т.* Растительность восточной части Заалтайской Гоби. — Пробл. освоения пустынь, 1980, № 2, с. 46—57. — *Шабанова Л. В.* Особенности пустынных растений Северного Приаралья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Алма-Ата, 1981. 25 с. — *Krinsky N. I.* Function. — In: Carotenoids / Ed. O. Isler. Basel: Birkhäuser, 1971, p. 669—716.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 VII 1986.

УДК 581.17.1 : 522.4 (571.54)

Бот. журн., т. 72, № 8

М. Г. Буинова

ПИГМЕНТЫ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

M. G. BUINOVA. PIGMENTS IN THE PLANTS OF THE WESTERN TRANSBAIKALIAN

Изучено содержание пигментов у большого числа видов растений Западного Забайкалья, произрастающих в различных ландшафтно-растительных поясах. Низким содержанием хлорофилла в листьях характеризуются степные растения по сравнению с горно-таежными. По высотному профилю хр. Хамар-Дабан содержание хлорофилла у растений от подножия его до верхней границы субальпийского пояса увеличивается, а у растений пустошных лугов альпийского пояса оно уменьшается при расчете на единицу сырой массы.

Определено различие в содержании хлорофилла у растений различных экологических групп. Ксерофиты и мезофиты открытых мест обитания в условиях недостаточного водообеспечения характеризуются низким содержанием хлорофилла. У мезофитов лесного и субальпийского поясов содержание хлорофилла высокое. Гигро- и гидрофиты открытых мест обитания отличаются низким содержанием хлорофилла.

Значительная вариабельность содержания хлорофилла у растений различных мест обитания связана с адаптацией фотосинтетического аппарата в основном к условиям освещенности.

Содержание пигментов является одним из важных показателей условий существования растений. Изучение содержания пигментов в экологическом аспекте впервые было начато В. Н. Любименко (Любименко, Бриллиант, 1963). Он установил, что разные виды растений в зависимости от наследственных свойств и условий среды обладают различным содержанием хлорофилла. В последующие годы подобные работы не появлялись, хотя ценность их бесспорно велика. В настоящее время имеются исследования по формированию структуры и функции фотосинтетического аппарата у растений различных экологических групп (Мокроносов, 1978; Мокроносов, Шмакова, 1978; Дьяченко, 1978; Назаров, 1978), например растений пустынь и полупустынь (Наабер, 1975; Попова и др., 1984; Гамалей, 1984), и арктических тундр (Rabinowitch, 1945; Bray, 1960; Tieszen, Johnson, 1960).

Изучение содержания пигментов у растений Западного Забайкалья имеет существенное значение, поскольку на сравнительно небольшой его территории встречается сочетание разных типов растительности, обусловленное горным рельефом местности. Здесь встречаются лесные, степные, высокогорно-тундровые растения и фрагменты пустынных типов растительности.

Природные особенности территории Западного Забайкалья (неравномерность выпадения незначительного количества осадков и колебания температуры воздуха в широтной зональности) обусловливают распространение различных жизненных форм: от растений с розеточными и полурозеточными формами роста (Горшкова, 1975) в сухой степи, высокотравья в темнохвойной тайге до приземистых низкорослых полукустарничков и растений-подушек в высокогорной тундре (Епова, 1955).

Степи центральной и южной частей Западного Забайкалья встречаются небольшими массивами и характеризуются крайне резкой континентальностью климата: небольшим количеством осадков (180—250 мм в год), широкой амплитудой колебаний среднесуточной и среднемесячной температур воздуха. Сумма годовых температур выше 10 °С составляет 1600—1900°.

Лесостепи, как и степи, не представляют сплошного массива, встречаются отдельными вкраплениями, приуроченными к подгорным территориям, склонам сопок и хребтов. По климатическим условиям лесостепи близки к горным районам. Сумма положительных температур выше 10 °С составляет 1000—1400°. Годовое количество осадков 300—500 мм, а по склонам хребтов, прилегающих к оз. Байкал, 900—1000 мм и более. Горная тайга представляет основной фон растительного покрова Западного Забайкалья.

Климат высокогорных районов резко континентальный. Сумма температур выше 10° составляет 1000—1200°. Годовое количество осадков в среднем 300—500 мм. Несмотря на такое небольшое количество осадков, в высокогорных районах в летние месяцы коэффициент увлажнения грунтов достаточно высок из-за низкой испаряемости, что является одной из причин распространения сезонных мерзлот (Ногина, 1964). Приход прямой солнечной радиации в горных условиях, лесостепи, прибрежной части оз. Байкал в среднем значительно ниже, чем в степных районах за счет больших количеств облачных дней.

В связи со специфическими условиями климата и с особенностями радиационного режима Западного Забайкалья данные о содержании пигментов у растений различных экологических групп этого региона представляют особый интерес для исследования по экологии фотосинтеза и фотосинтетического аппарата.

Объекты и методы

Для исследований были использованы более 150 видов растений, произрастающих в различных экологических условиях. Все растения взяты в фазе цветения. Содержание хлорофилла определяли в лаборатории в фиксированных ацетоном образцах в 5-кратной повторности. Навеска от 100 до 500 мг. Данные представляют собой среднее из 6 полевых сезонов. Концентрацию хлорофилла измеряли на СФ-14 и СФ-26 и расчеты производили по формуле D. Wettstein (1957) и Л. П. Вернона (по: Дьяченко, 1978) на единицу сырой и сухой массы и площади листа; ошибка определения ±5 %. Площадь листьев определяли по методу А. А. Ничипоровича и др. (1961). У некоторых видов растений засушливых мест обитания настолько редуцированы листья, что определение листовой поверхности представляет большие затруднения. Поэтому у степных ксерофильных растений расчет проводили только на единицу массы.

Поскольку для Западного Забайкалья из-за горного рельефа характерно большое разнообразие природных условий, исследование пигментов проводили у растений различных экологических ситуаций: находящихся на разных высотах в двух регионах, во-первых, в центральной и южной частях Западного Забайкалья на высотах 550, 800 и 1700 м над ур. м. и, во-вторых, по профилю хр. Хамар-Дабан, примыкающему к оз. Байкал на 500, 600, 1500 и 1700 м над ур. м.

Кроме того, пигменты определяли у одних и тех же видов растений двух районов, находящихся приблизительно на одинаковой высоте, но на разном удалении от оз. Байкал.

Результаты исследований

Содержание хлорофилла в листьях растений в зависимости от высотного профиля центральной и южной частей Западного Забайкалья

В этом районе исследования проводили в двух направлениях: с одной стороны, изучали содержание хлорофилла у одного вида растений — клевера, произрастающего на разных высотах (550, 800 и 1700 м), и, с другой стороны, на этих же высотах были проанализированы наиболее типичные виды растений. На рис. 1 показано изменение содержания хлорофилла в листьях растения *Trifolium lupinaster* L., произрастающего на различных высотах. Кроме того, приведены климатические условия на этих высотах (рис. 1, *А*). Видно, что с увеличением высоты до 2000 м возрастает годовое количество осадков, но уменьша-

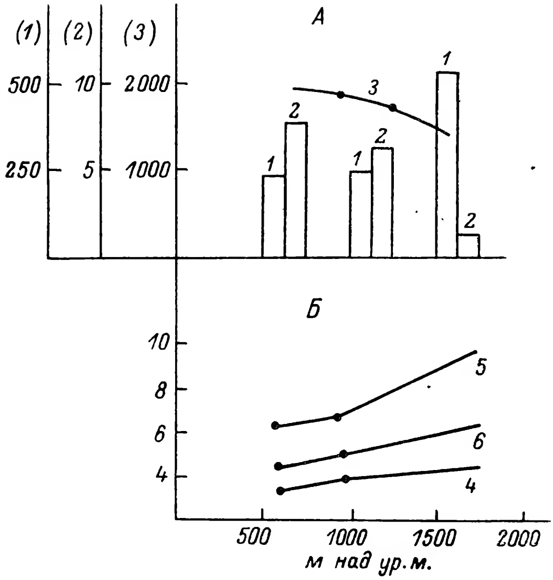


Рис. 1. Содержание хлорофиллов *а*+*б* (ось ординат на *Б*) в листьях *Trifolium lupinaster*, произрастающего на различных высотах.

А: *1* — годовое количество осадков, мм; *2* — отношение количества испаряемости к осадкам; *3* — сумма температур выше 10 °С. *Б*: *4* — содержание хлорофилла, мг/г сырой массы, *5* — то же, мг/г сухой массы, *6* — то же, мг/дм^2.

ется отношение осадков к испаряемости и снижается годовая сумма температур. Содержание хлорофилла (рис. 1, *Б*) постепенно растет с увеличением высоты над уровнем моря, с переходом из зоны сухой степи в горно-таежную. Соотношение между хлорофиллами *а* и *б* у степных растений, произрастающих в открытых местообитаниях, составляет 2.0—2.5.

Содержание хлорофилла в листьях некоторых видов, произрастающих в сухой степи, показано в табл. 1. Оно варьирует от 0.8 до 1.9 мг/г сырой массы. Наибольшее содержание хлорофилла *а* и *б* наблюдается у эдификаторов степи *Thymus serpyllum* L., *Festuca lenensis* Drob., *Potentilla acaulis* L. Минимальным содержанием хлорофилла (от 0.8 до 1.1 мг/г сырой массы) отличаются широко распространенные на каменисто-песчаных почвах виды дауро-монгольского элемента флоры (*Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC., *O. filiformis* DC., *Festuca valesiaca* G., *Chemaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, *Pulsatilla turczaninovi* Kryl.). Высота их не превышает 5 см, проективное покрытие меньше 20 %. Ксерофитные полукустарнички — *Astragalus fruticosus*, *Artemisia frigida* Willd., *Thymus serpyllum* L. — содержат хлорофилла около 2.0 мг/г сырой массы. У степных мезофитов (*Pulsatilla turczaninovi*, *Potentilla anserina*) в этих условиях отмечается также низкое содержание хлорофилла.

У *Trifolium lupinaster* в горной степи на каменисто-щебнистых склонах Баргойского хребта на высоте 800 м над ур. м. содержание хлорофилла

ТАБЛИЦА 1

Содержание хлорофилла в листьях растений сухой степи (сухая степь Гусиноозерской котловины, 550 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл		
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2
Festuca valesiaca Gard.	0.8	2.8	1.4
Oxytropis oxyphylla (Pall.) DC.	0.9	4.1	1.5
Clausia aprica (Steph.) Korn.-Tr.	1.0	4.8	3.0
Chamaerhodos altaica Bunge	1.0	3.1	—
Scorzonera austriaca Willd.	1.1	4.8	3.0
Iris humilis Georgi	1.1	4.4	1.5
Pulsatilla turczaninovi Kryl.	1.1	3.1	—
Androsace incana Lam.	1.2	3.4	—
Koeleria cristata Pers.	1.4	4.5	3.3
Potentilla anserina L.	1.4	—	—
P. acaulis L.	1.5	4.5	2.7
Astragalus fruticosus Pall.	1.6	5.1	2.4
Onobrychis sibirica (Kit.) DC.	1.6	5.3	2.7
Potentilla bifurca L.	1.7	4.3	3.1
Festuca lenensis Drob.	1.7	—	—
Enneapogon borealis (Gris.) Honda	1.8	7.0	2.3
Artemisia frigida Willd.	1.8	—	—
Thymus serpyllum L.	1.9	—	—

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла в листьях растений горной степи (Баргойский хребет, 800 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл		
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2
Cymbaria daurica L.	1.0	2.8	1.7
Stipa capillata L.	1.3	—	—
Agropyron cristatum (L.) Beauv.	1.4	5.3	3.2
Oxytropis filiformis DC.	1.6	2.9	—
Chamerion latifolium (L.) Holub	1.7	5.6	6.2
Koeleria cristata (L.) Pers.	1.7	—	—
Festuca lenensis Drob.	1.8	5.6	2.3
Potentilla anserina L.	1.8	5.7	3.2
Astragalus adsurgens Pall.	1.9	5.7	—
Artemisia frigida Willd.	2.3	5.8	—
Caragana spinosa (L.) DC.	2.4	5.1	—
Thymus serpyllum L.	2.6	5.4	—
Potentilla sericea L.	2.6	6.2	3.4

в листьях увеличивается на 12 % по сравнению с предыдущей зоной сухой степи.

Содержание хлорофилла в листьях растений горной степи (табл. 2) колеблется от 1.0 до 2.6 мг/г сырой массы и от 2.8 до 6.2 мг/г сухой массы.

Минимальное содержание обнаружено у видов дауро-монгольского элемента флоры (*Cymbaria daurica*, *Oxytropis oxyphylla* Pall.) и у эдификаторов и соэдификаторов житняково-ковыльных степей (*Agropyron cristatum*, *Stipa capillata*, *Festuca lenensis*). Все эти растения являются типичными ксерофитами степей Западного Забайкалья. Максимальное содержание хлорофилла отмечено у ксерофитных кустарников и полукустарничков (*Caragana spinosa*, *Artemisia frigida*, *Thymus serpylum*).

У мезофитов южных степных формаций содержание хлорофилла находится на уровне, равном средней величине его у всех изученных видов: *Potentilla anserina*, *Chamerion angustifolium*. Соотношение между хлорофиллами *а* и *б* у растений горной степи составляет 2.0—2.5.

На большей высоте в поясе горной тайги (1700 м над ур. м.) в основном исследованы мезофиты, произрастающие на лугах, по обочинам дорог, в лесу. Содержание хлорофилла колеблется у исследованных видов незначительно по сравнению с растениями вышеуказанных зон. Оно варьирует от 2.2 до 3.4 мг/г сырой массы или от 7.3 до 11.5 мг/г сухой массы (табл. 3). Виды, произрастающие в открытых местообитаниях, отличаются более низким содержанием хлорофилла (*Plantago major*, *Rheum compactum*, *Aster altaicus*). У видов, обитающих в лесах, содержание хлорофилла высокое — до 3.3 мг/г сырой массы (*Fragaria vesca*, *Achillea millefolium*). Соотношение между хлорофиллами *а* и *б* высокое — 4.5—5.0.

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофилла в листьях растений горной тайги (Закаменский район, 1700 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл	
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы
Aster altaicus Willd.	2.1	—
Plantago major L.	2.3	7.3
Rheum compactum L.	2.3	11.5
Potentilla anserina L.	2.4	9.3
Thymus serpyllum L.	2.6	7.9
Achillea millefolium L.	3.1	8.0
Fragaria vesca L.	3.3	9.1

Содержание хлорофилла в листьях растений по высотному профилю хр. Хамар-Дабан

Юго-восточная часть побережья оз. Байкал — примыкающий к нему хр. Хамар-Дабан — представляет особый регион. В высокогорьях его выпадает осадков более 1400 мм в год (из них более 280 мм в июле). Поэтому вероятность безоблачного неба здесь очень низкая — около 3—4 дн (по данным Байкальского государственного заповедника). На подветренных склонах хребтов облачность значительно уменьшается, особенно в долинах и котловинах. Поэтому приход суммарной радиации на южном склоне выше, чем на северо-западном, примыкающем к оз. Байкал, а в центральной части Забайкалья, отгороженной с запада горными системами, он максимальный.

Исследование содержания пигментов в листьях растений проводили в прибрежной зоне Байкала (500 м над ур. м.), лесном (600 м над ур. м.), субальпийском (1500 м над ур. м.) и гольцовом поясах (пустошные луга на высоте 1700 м над ур. м.).

В прибрежной зоне исследовали растения, произрастающие в заболоченных местах, на лесных полянах, опушках. Данные о содержании пигментов приводятся в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Содержание хлорофилла в листьях растений у подножия хр. Хамар-Дабан (500 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл		
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2
Calla palustris L.	1.8	11.6	5.9
Scheuchzeria palustris L.	2.5	—	—
Iris laevigata Fisch. et Mey.	2.6	15.6	7.2
Oxycoccus palustris Pers.	3.2	6.4	—
Chamerion latifolium (L.) Holub	3.4	15.5	—
Rubus chamaemorus L.	4.7	12.0	7.8

Пределы колебаний содержания хлорофилла в листьях исследованных видов велики: от 1.8 до 4.7 мг/г сырой массы, особенно они значительны при расчете на единицу сухой массы — от 6.4 до 15.6 мг/г сухой массы. Низким содержанием на единицу сырой массы отличаются водно-болотные виды *Calla palustris*, *Iris laevigata*, *Scheuchzeria palustris*. У *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Chamerion latifolium*, произрастающих на границе болото—лес, содержание пигментов в листьях высокое.

С увеличением высоты до 600 м над ур. м., с переходом в лесной пояс меняются условия освещенности и влагообеспеченности, меняется и растительность. Появляются осина, береза, лиственница с густым и высоким травянистым покровом.

Содержание пигментов в листьях растений лесного пояса приводится в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Содержание хлорофилла в листьях растений лесного пояса (600 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл		
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2
Trientalis europaea L.	2.6	7.8	—
Daphne mezereum L.	2.8	16.7	5.1
Rubus arcticus L.	2.8	9.5	—
Iris ruthenica Ker.-Gawl.	2.9	16.3	5.8
Fragaria vesca L.	3.4	10.2	—
Primula pallasii Lehm.	3.5	16.4	6.4
Waldsteinia ternata (Steph.) Fritsch	4.2	8.9	6.5
Veronica chamaedrys L.	4.2	16.1	7.2
Alchemilla vulgaris L.	5.1	17.1	7.4

Содержание пигментов у исследованных видов несколько выше, чем у растений предыдущего пояса. Пределы колебаний варьируют от 2.6 до 5.1 мг/г сырой массы и от 5.1 до 7.4 мг/дм^2. Низким содержанием отличаются *Daphne mezereum*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*.

Растительность субальпийского и лесного поясов резко различается.

С увеличением высоты осиново-березовый лес сменяется темнохвойной тайгой. Характерными для нее являются заросли папоротника и разнотравно-злакового высокотравья. В листьях растений субальпийского пояса (табл. 6)

ТАБЛИЦА 6

Содержание хлорофилла в листьях растений темнохвойной тайги (субальпийский пояс, 1500 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл		
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм^2
Rumex acetosa L.	2.3	17.2	5.4
Veratrum lobelianum Bernh.	2.5	14.0	5.5
Allium victorialis L.	2.9	20.0	6.2
Bergenia crassifolia (L.) Fritsch.	3.5	16.0	9.5
Geranium albiflorum Ledeb.	4.2	14.8	8.6
Doronicum altaicum Pall.	4.3	21.5	10.2
Rhaponticum chamarense Peschkova	4.8	20.3	—
Trollius asiaticus L.	5.3	18.3	9.8
Bupleurum longifolium Fischkova	5.5	15.6	6.0

минимальное содержание хлорофилла — 2.3 мг/г, максимальное — 5.5 мг/г сырой массы, соответственно 14 и 21.5 мг в расчете на сухую массу. На единицу площади листа и сухой массы содержание хлорофилла по сравнению с предыдущими поясами значительно выше из-за низкой интенсивности света.

На пустошных лугах, расположенных у верхнего предела субальпийского пояса (1700 м над ур. м.), более холодных и избыточно увлажненных, содержание пигментов в листьях исследованных видов находится в пределах 14.5—24.8 мг/г сухой массы и 2.1—4.2 мг/г сырой массы (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Содержание хлорофилла в листьях растений пустошных лугов (альпийский пояс, 1700 м над ур. м.)

Вид	Хлорофилл	
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.	2.1	23.1
Rhodiola rosea L.	2.6	20.3
Anemonastrum sibiricum (L.) Holub	2.8	14.5
Sibbaldia procumbens L.	2.9	21.5
Viola altaica Ker.-Gawler	4.2	24.8

Таким образом, из рассмотренного выше материала видно, что содержание хлорофилла в листьях западного склона хр. Хамар-Дабан, примыкающего к оз. Байкал, увеличивается от прибрежной зоны (открытого местообитания) до субальпийского пояса (темнохвойная тайга), а при переходе в альпийский пояс у растений пустошных лугов оно несколько ниже при расчете на сырую массу. Соотношение между хлорофиллами *а* и *б* уменьшается от 4.5—5.0 у растений прибрежной зоны до 1.5—2.5 у растений лесного и субальпийского поясов.

Сравнительная оценка содержания пигментов в листьях растений, произрастающих на одинаковой высоте над уровнем моря (на разном удалении от оз. Байкал)

Для сравнительной оценки содержания пигментов в различных условиях по тепло- и водообеспеченности, расположенных приблизительно на одинаковой высоте над уровнем моря, исследовали одни и те же виды растений, произрастающие в прибрежной зоне оз. Байкал (средняя часть котловины Байкала, включающая и дельту р. Селенги, 500 м над ур. м.) и в зоне сухой степи Гусиноозерской котловины (550 м над ур. м., расположенной в 250 км от озера).

Прибрежная зона оз. Байкал по гидротермическому режиму, условиям освещенности и особенностям растительности резко отличается от общей территории Забайкалья (Сукачев, Поплавская, 1914; Сукачев, 1916; Попов, 1956а, б).

Сухие степи Гусиноозерской котловины, расположенные в 250 км от оз. Байкал, вкраплены небольшими островами по пониженным участкам территории центральной части Забайкалья. Здесь наиболее высокое освещение (2400 ч), количество осадков минимальное (до 180 мм). Поэтому сравнение содержания пигментов в листьях растений в условиях сухой степи и прибрежной части оз. Байкал, различающихся по режиму освещенности, тепло- и влагообеспеченности, представляет большой интерес.

Содержание пигментов в растениях этих зон приводится только на единицу массы и показано в табл. 8.

ТАБЛИЦА 8

Содержание хлорофилла в листьях растений, произрастающих на разном удалении от оз. Байкал (берег Байкала, дельта р. Селенги и сухие степи Гусиноозерской котловины)

Вид	Прибрежная зона Байкала (500 м над ур. м.)		Сухая степь (550 м над ур. м.)	
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы
Scorzonera austriaca Willd.	1.2	6.0	1.1	4.8
Astragalus penduliflorus L.	1.6	6.4	0.8	2.0
A. adsurgens Pall.	1.8	8.0	0.8	2.0
Melilotus albus Med.	1.9	7.3	1.3	5.8
Koeleria cristata (L.) Pers.	1.9	7.0	1.4	4.5
Potentilla anserina L.	2.1	8.4	1.4	5.1
Fragaria vesca L.	2.1	8.5	1.9	5.2
Taraxacum officinale Wigg.	2.1	9.5	0.9	4.3
Trifolium pratense L.	2.9	10.2	2.3	5.8
T. repens L.	3.1	11.3	2.5	6.0
Chamerion latifolium (L.) Holub	3.4	—	1.6	5.4

Растения прибрежной зоны оз. Байкал характеризуются большим содержанием пигментов в листьях, примерно в 2 раза превышающим его в растениях этих же видов в зоне сухой степи.

Все исследованные в данной работе виды растений были рассмотрены в зависимости от принадлежности к тем или иным экологическим группам с учетом условий их местообитания (рис. 2).

Ксерофиты различных условий обитания отличаются низким содержанием хлорофилла, в среднем составляющим 1.2—1.5 мг/г сырой массы. Низкое содержание хлорофилла при всех способах расчета отмечено у мезофитов в условиях открытого местообитания и низкой влагообеспеченности. Под пологом же темнохвойной тайги, в условиях света низкой интенсивности содержание хлорофилла увеличивается при расчете на сырую и особенно на сухую массу, а также на единицу площади листа.

Гигро- и гидрофиты, обитающие в условиях открытого местообитания и избыточного увлажнения, характеризуются меньшим содержанием хлорофилла по сравнению с мезофитами под пологом леса.

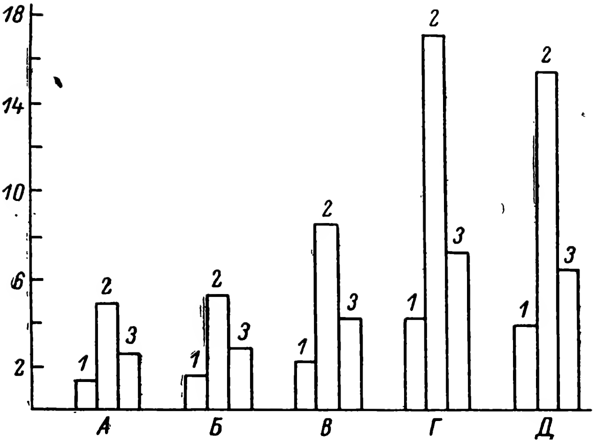


Рис. 2. Содержание хлорофиллов *а*+*б* (ось ординат) у растений различных экологических групп в условиях Западного Забайкалья.

А — ксерофиты открытых мест обитания (50 видов), *Б* — ксерофиты под пологом одиночных деревьев (30 видов), *В* — мезофиты открытых мест обитания (20 видов), *Г* — мезофиты под пологом леса (темнохвойная тайга, 40 видов), *Д* — гигро- и гидрофиты (10 видов). *1* — содержание хлорофилла, мг/г сырой массы, *2* — то же, мг/г сухой массы, *3* — то же, мг/дм^2.

Выводы

1. Растения различных районов Западного Забайкалья отличаются большим разнообразием по содержанию хлорофилла.

2. У растений центральной и южной частей Западного Забайкалья и хр. Хамар-Дабан обнаружено, что количество хлорофилла у них возрастает с увеличением высоты их произрастания над уровнем моря. Это связано с различными конкретными сочетаниями условий освещенности, тепла и влаги, а также с растительным покровом в том или ином высотном поясе.

3. Содержание хлорофилла у одних и тех же видов, произрастающих на разном удалении от оз. Байкал, различно. Оно выше у растений прибрежной зоны и ниже у растений более удаленных степных районов. Это обусловлено особенностями термо- и влагообеспеченности.

ЛИТЕРАТУРА

Гамалей Ю. В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 569—584. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья. — В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1975, с. 5—113. — *Дьяченко А. П.* Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во УГУ, 1978, с. 93—102. — *Епова Н. А.* К истории ареала бадана толстолистного *Bergenia crassifolia* (L.) Fisch. Л.: Изд-во ЛГУ, 1955. 109 с. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. — Избр. тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1963а, т. 2, с. 170—403. — *Любименко В. Н.* Фотосинтез и хемосинтез в растительном организме. — Избр. тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1963б, т. 1, с. 320—398. — *Любименко В. Н.*, *Бриллиант В. А.* Окраска растений. — Избр. тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1963, т. 2, с. 427—644. — *Мокроносов А. Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во УГУ, 1978, с. 5—30. — *Мокроносов А. Т.*, *Шмакова Т. В.* Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во УГУ, 1978, с. 103—108. — *Наабер Х. Л.* О пигментах растений жарких местообитаний. — В кн.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 3—14. — *Назаров С. К.* Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaedrys* L. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во УГУ, 1978, с. 108—112. — *Ничипорович А. А.*, *Строгонова Л. Е.*, *Чмора С. Н.*, *Власова М. П.* Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 130 с. — *Ногина Н. А.* Почвы Забайкалья. М.: Наука, 1964. 314 с. — *Попов М. Г.* Эндемизм во флоре побережий Байкала и ее происхождение. — Сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике к 75-летию со дня рождения акад. В. Н. Сукачева. М.; Л.: АН СССР, 1956а, с. 442—462. — *Попов М. Г.* Эндемизм во флоре северо-восточного побережья Байкала. — В кн.: Материалы изучения произв. сил. БМАССР. Вып. 1. Улан-Удэ, 1956б, с. 407—419. — *Попова О. Ф.*, *Слемнев Н. Н.*, *Попова И. А.*, *Маслова Т. Г.* Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 334—344. — *Сукачев В. Н.* Из итогов пятилетнего исследования Забайкалья. — Изв. Рус. геогр. об-ва. Журн. общих собр., 1916, т. 52, вып. 3, с. 3—4. — *Сукачев В. Н.*, *Поплавская Г. Н.* Ботанические исследования северного побережья Байкала в 1914 г. — Изв. Акад. наук. Сер. 6, 1914, т. 8, № 14, с. 1309—1328. — *Bliss L. C.* Plant productivity in alpine microenvironments on Mt Washington. — New Hampshire Ecolog., 1966, N 36, p. 135—155. — *Bray J. R.* The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central Minesota. — Can. J. Bot., 1960, vol. 38, p. 313—333. — *Rabinowitch E. R.* Photosynthesis and related processes. — Inter. Science Publ., 2. New York, 1945, vol. 1. 559 p. — *Tieszen G. L.*, *Johnson P. L.* Pigment structure of some Arctic tundra communities. — Ecology, 1960, vol. 49, N 2. — *Wettstein D.* Chlorophylletale und submicroskopische Formwechsel der Plastiden. — Exper. Cell Res., 1957, Bd 12, N 3. 427 S.

Институт биологии БФ СО АН СССР,
Улан-Удэ.

Получено 27 V 1985.

УДК 581.526 : 581.9

Бот. журн., т. 72, № 8

Г. Д. Дымина

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СИНТАКСОНОВ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

G. D. DYMINA. ECOLOGICAL EVALUATION OF SYNTAXA OF FLORISTIC CLASSIFICATION

Синтаксоны флористической классификации травяных сообществ Зейско-Буреинского Приамурья сопоставлены с их экологической характеристикой, определенной по шкалам Л. Г. Раменского. Выявлено, что диагностические группы видов и синтаксоны имеют определенное экологическое содержание. Параллельное использование при флористической классификации условий экотопа, определенного по шкалам Раменского, может служить хорошим контролем однородности и специфичности выделяемых синтаксономических единиц и показателем степени их экотопической и фитоценотической обусловленности.

Все более актуальным становится вопрос об определении экологических условий для типов фитоценозов, выделенных по признакам самой растительности.

Цель данной работы — сопоставить синтаксоны флористической классификации с их экологической характеристикой, определенной по шкалам Л. Г. Раменского. Задачи: 1) сравнить по экологическим шкалам экологические амплитуды доминирующих видов и диагностических групп видов флористической классификации, 2) определить специфичность и амплитуду колебания экологических условий у синтаксонов, 3) сопоставить экологические амплитуды групп видов и синтаксонов.

Объект исследования — травяные сообщества Зейско-Буреинского Приамурья, в основном луга с примыкающими к ним болотными и степными сообществами. Флористическая классификация растительности района с таблицей для определения синтаксонов и конкретными геоботаническими описаниями для всех выделенных ассоциаций и субассоциаций опубликована (Дымина, 1985). В настоящей работе используются данные указанной монографии.

Экологическая характеристика видов взята из работы «Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову» (1978). Ступени экологического ряда для конкретных фитоценозов устанавливались методом ограничений (Раменский и др., 1956). Определяли ступени увлажнения местообитаний, активного богатства почв (точнее, степени их минерализации) и ступени пастбищной дигрессии. В каждой ассоциации проанализировано в зависимости от вариабельности получаемых данных от 3 до 13 геоботанических описаний. В дальнейшем в работе рассматриваются средние из них.

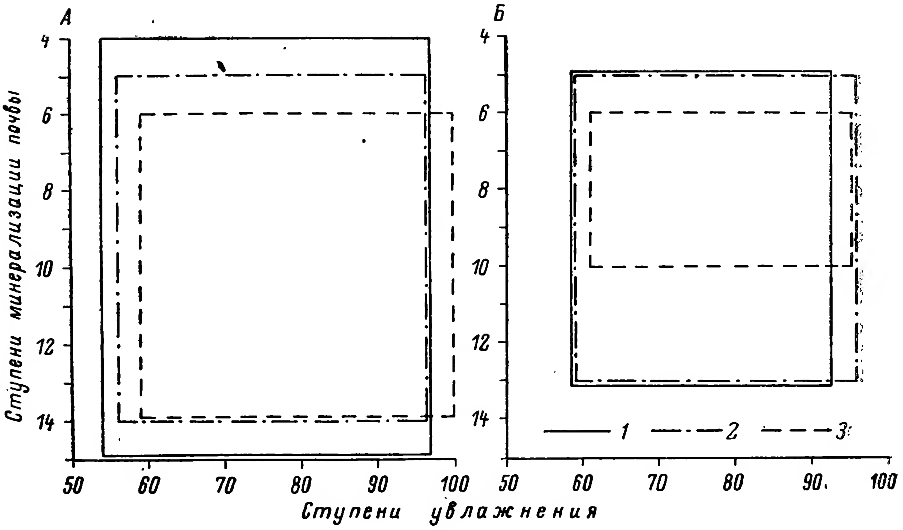


Рис. 1. Экологические амплитуды *Calamagrostis langsdorffii* (*1*) и доминирующих видов рода *Carex* (*C. schmidtii* — *2*, *C. appendiculata* — *3*).

А — при малом обилии, *Б* — при большом. Здесь и далее первое примерно равно 0.1—0.2 (1) % проективного покрытия.

Экологические амплитуды основных доминирующих видов (рис. 1) — вейника Лангсдорфа *Calamagrostis langsdorffii*, осок[1] Шмидта *Carex schmidtii* и придатконосной *C. appendiculata* — большие и на значительном пространстве перекрываются. Два первых вида имеют особенно большие амплитуды, причем на большей части их они могут доминировать. У осоки придатконосной экологическая амплитуда немного меньше, а экологическая амплитуда ее доминирования сокращается почти в 2 раза. Она является относительно пионерным, малоконкурентоспособным видом, вытесняемым с более богатых почв другими видами.

В целом закономерности распределения рассматриваемых видов по градиентам увлажнения и минерализации почв соответствуют распределению их по этим факторам, выявленному при ординации сообществ по составу флоры при флористической классификации (Дымина, 1985).

Экологические амплитуды диагностических (экологических, точнее — экологоценотических) групп видов показаны на рис. 2, 3, а центры их — на рис. 4. Группы выделены при табличной обработке ранжированных по увлажнению геоботанических описаний по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969; Westhoff, Maarel, 1973; Ellenberg, 1978; Миркин, Розенберг, 1978). Виды каждой диагностической группы имеют свой тип распределения, комбинация их служит основой для выделения синтаксонов. Группы, более тяготеющие по встречаемости и обилию к одному из синтаксонов, называются характерными для него по крайней мере в районе исследования.

При классификации травяных сообществ выделены 18 диагностических групп видов. В них вошли 85 видов (22 % от общего числа). Состав групп опубликован. Здесь приводится лишь название группы по одному из представителей.

Обобщенная экологическая характеристика групп видов проводилась следующим образом. Складывали минимумы всех видов группы, указанные по шкалам Раменского, и определяли средний минимум для всей группы. Так же определяли максимум. В результате выявлялся размах, или средняя амплитуда, колебаний экологических условий по увлажнению и минерализации почв в целом для всех видов диагностической группы. Определение проводили для малого обилия видов и большого (см. рис. 1). Для последнего там, где есть

---

[1] Осока мелкая *C. minuta* не рассматривается. Она плохо распознавалась геоботаниками, и по этой причине данные по экологической оценке ее по шкалам при большом обилии отсутствуют вообще, а при малом — неточны; подробнее см.: Г. Д. Дымина (1985).

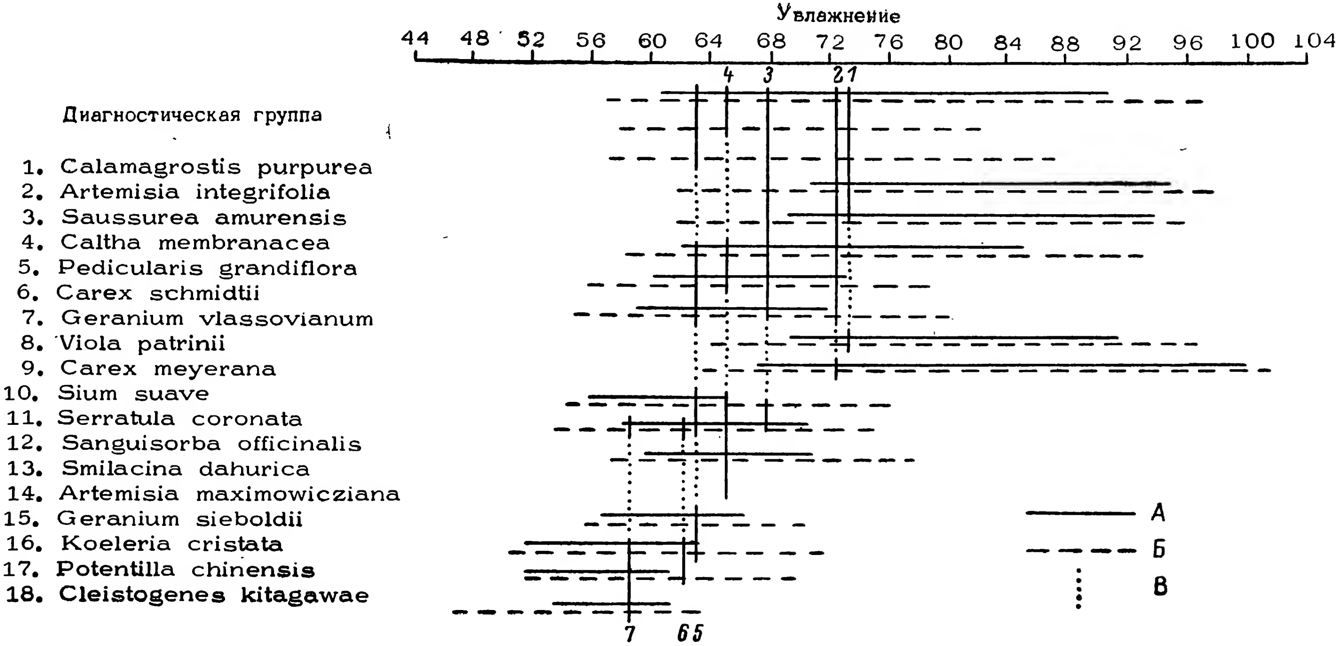


Рис. 2. Сопоставление по ступеням увлажнения экологических амплитуд диагностических групп видов (*горизонтальные линии*) с положением на них ассоциаций (*вертикальные линии*).

1—7 — номера ассоциаций (см. таблицу). Ассоциация 3, здесь и на рис. 3, представлена субассоциациями *a* и *b*. *А* — при большом обилии видов, *Б* — при малом, *В* — диагностическая группа нехарактерна для синтаксона.

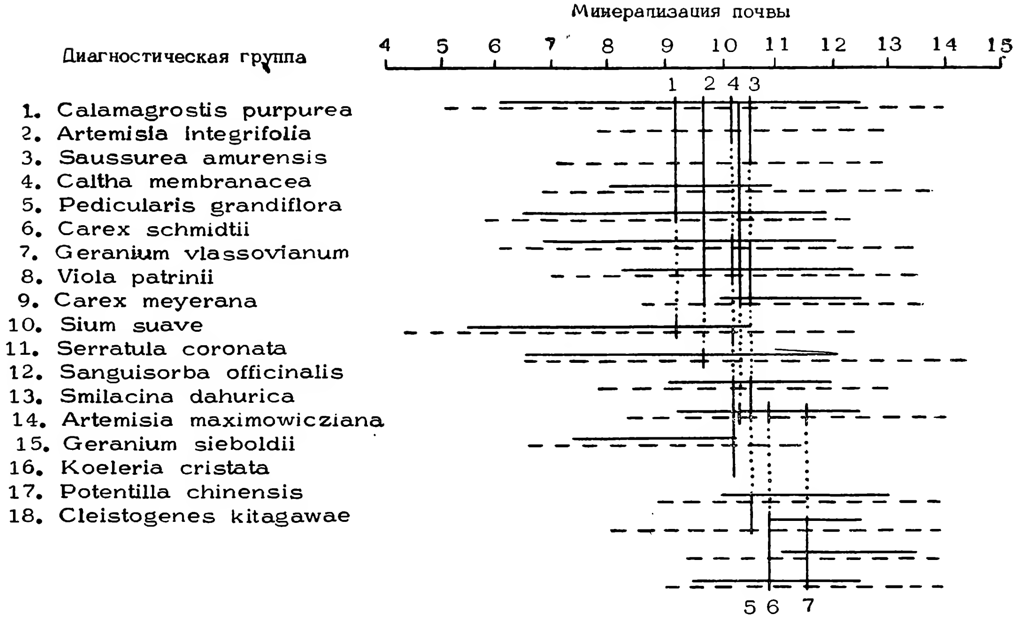


Рис. 3. Сопоставление по ступеням минерализации почв экологических амплитуд диагностических групп видов (*горизонтальные линии*) с положением на них ассоциации (*вертикальные линии*).

Условные обозначения, как на рис. 2.

данные по нему, по шкалам. Для группы *Artemisia maximowicziana* материалов по шкалам нет вообще.

Специфичность диагностических групп может проявляться: 1) в различном положении их минимумов и максимумов (рис. 2, 3), хотя группы могут существенно перекрываться, даже включаться одна в другую; 2) в широте амплитуды колебания; 3) в положении средних для групп медианных значений (рис. 4). Последние определялись как среднее из всех средних, входящих в группу видов.

Значимость экологических различий для всей совокупности диагностических групп видов и синтаксонов подтверждена по критерию Фишера. Существенность разницы между средними отдельных вариантов определена по критерию НСР — наименьшая существенная разность (Доспехов, 1985) — для 5 % уровня значимости. Критерий НСР указывает предельную ошибку для разности двух выборочных средних. Если фактическая разность больше НСР, то она существенна, значима, если меньше — несущественна. Критерий НСР приведен на рис. 4, 6 и в таблице.

Экологическая характеристика групп видов по шкалам Раменского в целом близка с данными, полученными при анализе флоры. Кроме того, она вносит существенные дополнения и уточнения.

В обоих случаях на влажных лугах Зейско-Буреинского Приамурья наиболее широкими экологическими амплитудами по увлажнению отличаются 1—3-я, а по шкалам Раменского еще и 6-я группы. Группы 4, 5 и 9, 10 имеют тоже широкие экологические амплитуды, но больше уклоняющиеся в сторону сыролугового увлажнения, на болотистые луга и болота. Группы 7, 8 и 13 наиболее типичны для влажных лугов; 11, 12, 15 — для крайних ступеней влажных и начальных ступеней сухих лугов; 16—18 — для сухих лугов и степей.

Средние из медиан всех видов каждой экологической группы различаются четче, чем их амплитуды. Средние образуют несколько скоплений (рис. 4): 4, 5, 9-я группы — на уровне сыролугового увлажнения; 1—3, 6-я — сыроватолугового; 7, 8, 13-я — на границе сыровато- и влажнолугового; 11, 12, 15-я — влажнолугового; 16—18-я — сухолугового увлажнения. Существенность разницы между многими соседними группами в скоплениях по увлажне-

Экологические условия травяных сообществ Зейско-Буреинского Приамурья, по шкалам Раменского

Фактор	Класс						
	I	II				III	
	Ассоциация						
	1	2	3	4	5	6	7
Увлажнение	73.0 (69.0—78.0)	72.5 (67.0—76.0)	66.2 (63.0—69.0)	65.0 (63.0—66.5)	63.0 (62.5—63.5)	62.3 (62.0—62.5)	58.5 (58.0—59.0)
Минерализация почв	9.2 (9.0—9.5)	9.7 (9.0—10.5)	10.5 (10.0—11.0)	10.5 (10.0—11.0)	10.5 (10.0—11.0)	10.8 (10.5—11.0)	11.5 —

	Субассоциация								
	a	*b*	*a*	*b*	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*
Увлажнение	75.2	70.8	75.0	69.7	68.7	66.5	63.3	65.8	64.3
Минерализация почв	9.0	9.3	9.4	10.0	10.0	10.6	11.0	10.2	10.3

Примечание. I — Caricetea meyeranae. *1* — Caricetum meyeranae, *a* — comaretosum palustris, *b* — trollietosum chinensis. II — Geranio vlassoviani — Caricetea schmidtii. *2* — Sii suavis — Caricetum schmidtii, *a* — caricetosum vesicatae, *b* — artemisio integrifoliae — calamagrostietosum purpurae. *3* — Caricetum schmidtii, *a* — caricetosum minutae, *b* — caricetosum schmidtii, *c* — dianthetosum versicoloris. *4* — Smilacino — Artemisietum medioximae, *a* — clematietosum fuscae, *b* — artemisietosum maximowiczianae. *5* — Geranio sieboldii — Caricetum schmidtii. III — Potentilletea chinensis. *6* — Potentilletum chinensis. *7* — Cleistogenetum kitagawae. Критерии НСР для ассоциаций по увлажнению — 1,33, по минерализации почв — 0.22.

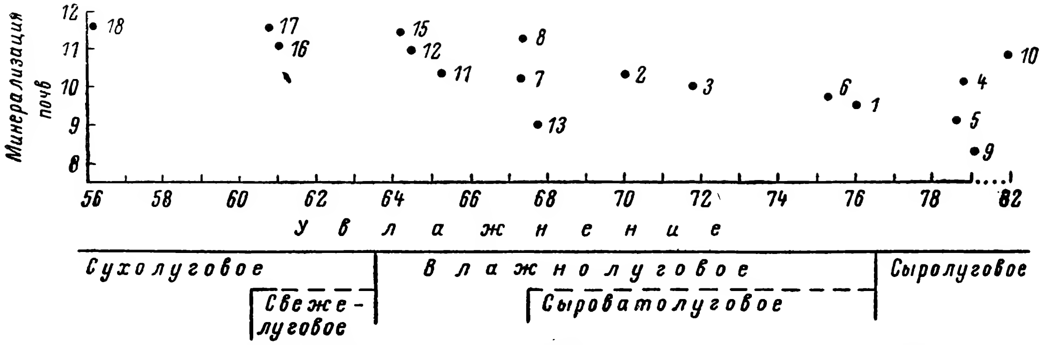


Рис. 4. Распределение средних у диагностических групп видов по шкалам Раменского.

1—18 — диагностические группы (условные обозначения, как на рис. 2). Критерий НСР по увлажнению равен 2.30, по минерализации почв — 0.57.

нию не выявлена. Однако с объединением этих групп, выделившихся при всестороннем анализе видового состава сообществ, спешить не следует. Не различаясь по отношению к одному экологическому фактору, они могут различаться по отношению к другому. Так, 4, 5 и 9-я группы, 8, 7, 13-я, а также 11-я и 15-я (рис. 4) не различаются по увлажнению, но расходятся по степени минерализации почв. Выделение этих диагностических групп становится вполне оправданным.

По шкале минерализации почв диагностические группы видов имеют свои особенности распределения (рис. 3). Судя по амплитудам и особенно по центрам распределения, 5, 9, 13-я группы более тяготеют к небогатым мезотрофным почвам, остальные — к разной степени довольно богатых почв. Несмотря на значительные перекрытия групп видов по шкале минерализации почв и близости их средних, можно выделить 4 скопления групп, разница между средними которых существенна. В первое скопление (минерализация до 8.5 шкалы) входит 9-я группа, во второе (8.5—9.5) — 5-я и 13-я, в третье (9.5—10.8) — 1—4, 7, 10, 11-я группы, в четвертое (более 10.8) — 8, 12, 15—17-я.

Средние показатели диагностических групп по минерализации и увлажнению почв находятся в коррелятивной обратной связи (рис. 4) — чем больше богатство, тем меньше увлажнение. Явное исключение составляют 10-я, отчасти 4-я группы, где высокое увлажнение сочетается со значительным богатством почв. Последнее определяется аллювиальными наносами, которые характерны для местообитаний, где эти группы распространены.

Интересно, что при табличной обработке списков видов геоботанических описаний при флористической классификации ранжирование их проводилось по одному экологическому фактору — увлажнению, однако выделенные экологические группы, как выяснилось при их экологической оценке, иногда больше отличаются от близких групп по другому фактору — минерализации почв. Следовательно, табличный метод (по крайней мере при анализе большого числа разнородных сообществ) позволяет выделять естественные, многофакторно обусловленные диагностические группы, являющиеся хорошей основой для выделения фитоценонов и синтаксонов.

Характерные виды синтаксонов имеют более узкие экологические амплитуды, чем доминирующие виды (ср. рис. 1 и 5). Наиболее четко отграничены по амплитудам характерные виды класса Potentilletea chinensis, что совпадает с обособленностью флоры класса. В двух других классах амплитуды многих характерных видов в разной степени перекрываются, но центры их в большинстве случаев значительно расходятся. У характерных видов ассоциаций наблюдаются те же закономерности, только перекрывание, иногда даже включение экологических ареалов характерных видов разных ассоциаций выражены еще больше. Это может заставить усомниться в правомочности отнесения к характерным некоторых из указанных видов, например *Carex meyerana*, *Salix myrtilloides*. Однако следует помнить и о том, что экологическая потенция вида всегда шире, чем возможности реализации ее в конкретных сообществах, в конкретных географических условиях. Присутствие, отсутствие (или малое уча-

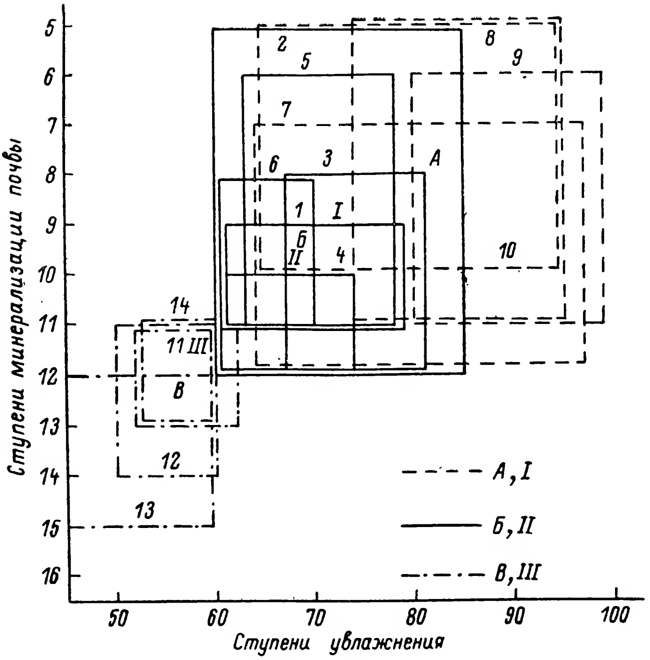


Рис. 5. Экологические амплитуды характерных видов классов (при большом обилии) и экологические центры самих классов.

I—III — центры классов по геоботаническим описаниям. *А—В* — по характерным видам. *А*, *I* — класс Caricetea meyeranae (*7 — Carex meyerana*, *8 — Salix myrtilloides*, *9 — Menyanthes trifoliata*, *10 — Comarum palustre*). *Б*, *II* — класс Geranio vlassoviani—Caricetea schmidtii (*1 — Lathyrus pilosus*, *2 — Spiraea salicifolia*, *3 — Filipendula palmata*, *4 — Geranium vlassovianum*, *5 — Equisetum sylvaticum*, *6 — Fragaria orientalis*). *В*, *III* — класс Potentilletea chinensis (*11 — Potentilla chinensis*, *12 — Carex duriuscula*, *13 — Cleistogenes kitagawae*, *14 — Lespedeza hedysaroides*).

стие) видов определяется во многих ассоциациях и субассоциациях не только условиями экотопа, но в значительной степени фитоценотическими взаимоотношениями, относительным возрастом сообщества, стадией сукцессионного ряда. Так, *Carex meyerana* по экологической амплитуде охватывает два класса, но в районе исследования является характерным лишь для одного (рис. 2, 3). Являясь видом более поздних сукцессионных стадий, он отсутствует в молодых сообществах сыроватых лугов класса Geranio vlassovianii—Caricetea schmidtii, хотя может появляться на последующих стадиях, при их заболачивании.

Разнообразие увлажнения для всей совокупности исследованных сообществ Зейско-Буреинского Приамурья значительно меньше, чем у слагающих их видов, и находится в пределах 58—79 ступеней. Это составляет шестую часть 120-балльной шкалы увлажнения. Минерализация почв более однообразна, колеблется от 9 до 11.5, что составляет двенадцатую часть всей 30-балльной шкалы. Большинство сообществ имеет влажнолуговое увлажнение (ступени 64—76) и довольно богатые почвы (ступени 10—10.5).

Самые ксерофильные сообщества, отнесенные нами в разряд степей (класс Potentilletea chinensis), показывают увлажнение 58—62, что соответствует сухим и свежим лугам, так как наряду с ксерофитными растениями там достаточно настоящих мезофитов. Эти сообщества следует относить к луговым степям, правильнее — даже к остепненным лугам (Семенова-Тян-Шанская, 1966), так как в большинстве случаев на них преобладают не ксерофитные дерновинные злаки, а разнотравье.

Наиболее влажными оказались некоторые сообщества, отнесенные нами к болотам (класс Caricetea meyeranae). Их ступень увлажнения более 76 — сыролуговое.

По отдельным ассоциациям (см. таблицу, рис. 6) особыми экологическими условиями выделяется ассоциация 7 — увлажнение 58.5, минерализация почв 11.5. Она же отличается и наибольшей специфичностью флоры.

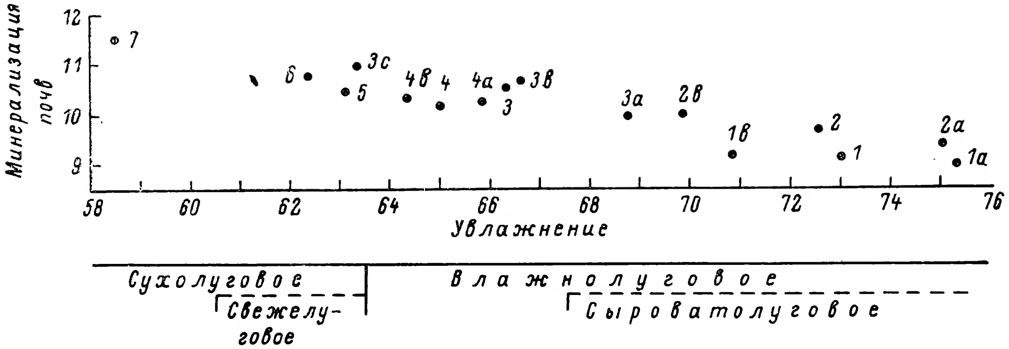


Рис. 6. Распределение синтаксонов флористической классификации по шкалам Раменского.

1—7 — центры ассоциаций; *a*, *b*, *c* — центры субассоциаций соответствующих ассоциаций (см. таблицу). Критерий НСР по увлажнению равен 1.33, по минерализации почв — 0.22.

Сходные экологические условия — увлажнение 62—63, минерализация 10.5—11 — имеют ассоциации 6, 5 и субассоциация 3*с*. Субассоциация 7 является типичной экстразональной, 6 — объединенная с предыдущей в один класс по анализу флоры, рассматривалась так же, как экстразональная, но экологические условия и повторный анализ флоры позволяют предполагать, что остепнение фитоценозов этой ассоциации вторичное, антропогенное. Именно здесь отмечена наибольшая ступень пастбищной дигрессии — 3.5 (на фоне общей, для остальных сообществ — 2.5). Все рассмотренные синтаксоны являются представителями относительно ксерархного ряда развития растительности района исследования. Ассоциации 7 и 6 более характерны для юго-запада, 5 — для северо-запада, субассоциация 3*с* — для востока. Последняя по шкалам Раменского оказалась более ксерофитной, чем предполагалось ранее. При повторном анализе ее видового списка было выяснено, что мы недостаточно учли отсутствие или слабую представленность в ней многих обычных для района луговых видов (*Patrinia scabiosifolia*, *Angelica maximoviczii*, *Thalictrum contortum*, *Veratrum dahuricum*, *Lathyrus pilosus*), а также всех представителей диагностических блоков (*Saussurea amurensis*, *Caltha membranacea*, *Pedicularis grandiflora*), присутствующих в других более влажных луговых сообществах района. Указанная специфика видового состава позволяет вывести субассоциацию 3*с* из ассоциации 3 и рассматривать ее как отдельную ассоциацию.

Основные преобладающие фитоценозы (ассоциации 3 и 4) [2] занимают экотопы с увлажнением 64—69 и минерализацией почв 10—10.5.

Более сырые сообщества, отнесенные нами к заболоченным лугам (ассоциация 2) и болотам (ассоциация 1), имеют близкие ступени увлажнения — 70—75 и лучше различаются по минерализации почв. На болотах она ближе к 9-й ступени, на лугах — к 10-й. Близость экотопа и большая общность флоры (хотя есть и различия, позволившие определить их в разные классы) дают основание рассматривать сообщества выделенных синтаксонов как находящихся в динамическом равновесии. Происходит то заболачивание (но климатические условия не позволяют накопиться значительной массе торфа и переходных и верховых болот в районе исследования нет), то олуговение.

Многие субассоциации, так же как и ассоциации, имеют различающиеся, но уже в значительно меньшей степени, экотопы. Средние показатели по увлажнению и минерализации достоверно различаются лишь у некоторых из них, например у субассоциаций 2*a* и 2*b* (НСР равно по увлажнению 2.32, по минерализации 0.38).

В целом экологическая характеристика синтаксонов более четкая, чем экологическая характеристика диагностических групп. Крайние показатели соседних синтаксонов, особенно в сырых сообществах, значительно перекрываются (см. таблицу), однако средние показатели по минерализации различаются существенно (абсолютные различия по шкалам небольшие, но невелика и дисперсия). По увлажнению различия не установлены только между 1, 2 и 5, 6-й ассоциациями. Все это подтверждает представление о континуальной природе растительного покрова и вероятностно-стохастической сущности выделяемых единиц, и их широкой вариабельности. Более резко (дискретно) по характеристике экотопа выделяются экстразональные сообщества — ассоциация 7 (рис. 5).

---

[2] Первая широко распространена в зоне хвойно-широколиственных лесов, вторая — севернее, преимущественно в подзоне южной тайги.

В условиях юга Дальнего Востока увлажнение травяных сообществ значительно меняется. Период муссонных дождей, во второй половине лета, приводит к переувлажнению многих сообществ не только в поймах рек, но и на слабодренированных равнинах. Этот период является важнейшим, критическим, лимитирующим фактором, определяющим конкурентный отбор видов и приводящим к доминированию и содоминированию видов (осок: придатконосной, Шмидта, вейника Лангсдорфа), экологический оптимум которых находится на грани перехода влажных лугов в сырые.

По этой же причине на заболоченных лугах разрастаются *Carex meyerana*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Carex limosa*, *Caltha membranacea*.

Ступени увлажнения большинства сообществ, определенные по доминантам и содоминантам,[3] а там, где их нет, — по относительно более или менее обильным видам, оказались на 3—11 ступеней выше, чем при определении по всему списку видов. Разница указанных показателей тем больше, чем резче выражено доминирование. Это является доказательством того, что травяные сообщества Зейско-Буреинского Приамурья с доминированием осок и вейника являются сукцессионно молодыми. Их молодость постоянно поддерживается переувлажнением экотопа в период муссонных дождей. В полидоминантных сообществах ксерархного ряда (ассоциации 7, 6, частично субассоциация 3*c*) ступени увлажнения, определенные по содоминантам, оказались на 2—5 единиц ниже. Это свидетельствует о том, что на дренированных экотопах муссонные дожди не приводят к переувлажнению почв, а лимитирующим фактором, определяющим состав и соотношение видов, является недостаток влаги в первую половину лета, особенно в весенне-летний период.

Переменность увлажнения по сезонам и годам может определяться и как амплитуда контрастности экологии растений, произрастающих в одном сообществе (Раменский, 1956). В нашем случае это — расхождение (разница) между минимальной ступенью увлажнения самого влаголюбивого вида и максимальной — самого сухоустойчивого.

В исследованных сообществах эта разница колеблется от 0 до 24 (34) ступеней. Наибольшие колебания (обычно более 10 ступеней) отмечены в пионерных, слабо сложившихся сообществах 2-й ассоциации. В многовидовых сообществах, более продвинутых в сукцессионном ряду (ассоциации 5—7, субассоциация 3*c*), колебание увлажнения падает до 1—4 ступеней.

Увлажнение и амплитуда его колебания изменяются в процессе ценоонтогенеза одного типа сообществ. Эти изменения особенно наглядны при рассмотрении молодых сообществ. Так, ранжировав геоботанические описания по возрастанию числа видов и выровненности их участия в сложении сообществ в субассоциации 2*a*, мы установили, что по мере развития растительного покрова хорошо проявляется его стабилизирующая и мелиорирующая роль. Увлажнение изменяется (рис. 7) от избыточного сыролугового (ступень 79) до достаточно влажнолугового (ступень 66) в направлении увлажнения, свойственного зональной растительности. Амплитуда колебания увлажнения падает с двух-трех десятков ступеней до немногих единиц (4—5). Видовой состав по мере формирования одного типа сообщества обогащается, но качественно не изменяется, так как экологические ареалы подавляющего большинства видов, входящих в него, значительно шире, чем колебания увлажнения в экотопе. При формировании ассоциации Caricetum schmidtii амплитуда колебания увлажнения уже меньше и в процессе ценоонтогенеза изменяется от 12 до 1 ступени.

---

[3] Раменский (1956) указывал, что в сообществах резкопеременного режима условия экотопа можно определить по доминирующим видам.

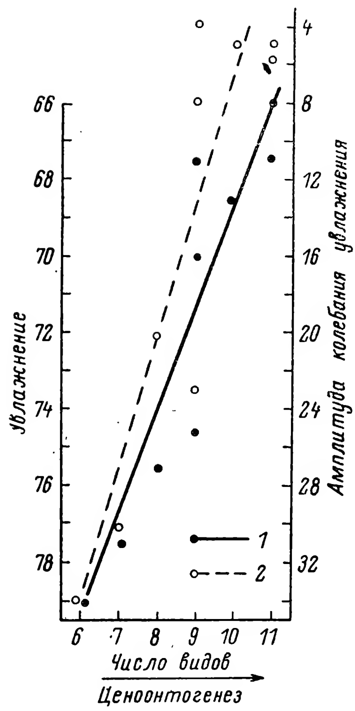


Рис. 7. Изменение условий увлажнения в ценоонтогенезе субассоциации Caricetosum vesicatae ассоциации Sii suavis—Caricetum schmidtii.

1 — увлажнение, 2 — амплитуда колебаний увлажнения.

Экологическая оценка синтаксонов флористической классификации Зейско-Буреинского Приамурья позволяет сделать следующие выводы.

1. Многие диагностические группы видов, все ассоциации и некоторые субассоциации флористической классификации имеют определенное экологическое содержание.

2. Экотопические условия (увлажнение, минерализация почв), как и видовой состав синтаксонов, изменяются постепенно, образуя континуум. Исключение составляют экстразональные сообщества.

3. Экологическая амплитуда диагностических групп видов, особенно доминирующих видов, значительно шире, чем у выделяемых синтаксонов. Наибольшую ценность для диагноза синтаксонов представляют, с одной стороны, виды, находящиеся на краю своего экологического ареала, с другой — широко распространенные виды при их максимальном обилии.

4. Все синтаксоны отличаются определенной амплитудой колебания экологических условий (особенно увлажнения). Амплитуда колебания уменьшается от фитоценозов переувлажненных местообитаний к более дренированным, а внутри сообществ одного синтаксона — от более молодых с малым числом видов к более сформированным. Это — хорошее проявление мелиорирующей роли травяного покрова.

5. Параллельное использование при флористической классификации шкал Раменского (их можно учитывать сразу при табличной обработке геоботанических описаний) может служить хорошим контролем однородности и специфичности выделяемых диагностических групп видов и синтаксонов.

6. Шкалы помогают обосновывать заключения, сделанные по флоре о доле экотопа и фитоценотических отношений в обусловленности выделенных синтаксонов и о наличии или отсутствии между ними сукцессионных связей.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с. — *Дымина Г. Д.* Луга юга Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1985. 189 с. — *Методические* указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИК, 1978. 300 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижикова О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Изд-во сельхоз. лит., 1956. 471 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Динамика степной растительности. М.; Л.: Наука, 1966. 169 с. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Wien, New York: Springer, 1964. 865 S. — *Ellenberg H.* Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischen Sicht. Stuttgart: Ulmar, 1978. 982 S. — *Westhoff V., Maarel E.* van der. The Braun-Blanquet approach. — In: Handbook of vegetation science. Pt. 5. Ordination and classification of vegetation. Hague, 1973, p. 619—726.

Центральный сибирский ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 21 III 1986.

УДК 634.94 (571.62) Бот. журн., т. 72, № 8

Н. В. Куприянов, С. С. Веретенников, В. И. Зинин

ЛИСТВЕННИЧНЫЕ ЛЕСА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ (ЮДОМО-МАЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

N. V. KUPRIYANOV, S. S. VERETENNIKOV, V. I. ZININ.
LARCH FORESTS OF THE NORTHERN PART OF THE KHABAROVSK REGION
(YUDOMO-MAY UPLAND)

Дается геоботаническая характеристика малоизученных лесов из лиственницы даурской в северной части Хабаровского края. Разработана эколого-фитоценотическая схема лиственничников, приводятся таксационные показатели древостоев. Указано местонахождение ели аянской севернее известного раньше ареала.

В 1980—1981 гг. ботаники Горьковского университета совместно с Поволжским лесоустроительным предприятием «Леспроект» провели изучение лесной растительности в центральной и северо-западной частях Аяно-Майского административного района, расположенного на севере Хабаровского края. Некоторые сведения о растительности этого района содержатся в работах Г. Ф. Старикова (1961), Ю. И. Манько и В. П. Ворошилова (1971а, б), Ю. И. Манько с соавторами (1971), но в целом леса этой обширной и труднодоступной территории изучены весьма слабо. Следует также отметить обстоятельные сводки Л. Н. Тюлиной (1959, 1962), А. И. Уткина (1965) и С. Д. Шлотгауэр (1978), посвященные изучению растительности соседних территорий. В монографии Л. К. Позднякова (1975) отмечается хорошая изученность лесов из лиственницы даурской в бассейне Алдана, но характеристика лиственничных лесов Юдомо-Майского нагорья отсутствует. К юго-западу от горного узла Сунтар-Хаята, для которого известны классические исследования по флоре и растительности (Юрцев, 1964, 1968), лежит громадная территория, малоизученная в геоботаническом отношении. Район наших исследований является частью этой территории.

Обследованная площадь составляет 4.1 млн га, в том числе: покрытая лесом — 3.7, не покрытая лесом — 0.2, нелесная — 0.2 млн га. Преобладает формация лиственничных лесов — 85, сосновые леса занимают 14.5, прочие (еловые, чозениево-тополевые, березовые) — 0.5 %. Общий запас древостоев — 325 млн куб. м, из них спелых 202 млн куб. м.

По геоботаническому районированию Дальнего Востока, район исследований относится к Юдомо-Майскому округу Алдано-Зейской континентальной провинции лиственничных и сосновых лесов (Колесников, 1955, 1961); по лесорастительному районированию Г. В. Крылова (1962), — к Витимо-Юдомской провинции лиственничных и горных кедрово-еловых лесов, Майской подпровинции елово-сосново-лиственничных лесов.

Плоскогорный рельеф Юдомо-Майского нагорья имеет эрозионное расчленение на глубину нескольких сотен метров реками бассейна Маи. Абсолютные высоты 800—1000 м, над плато возвышаются горы, сложенные меловыми гранитоидами. Климат континентальный, абсолютный минимум температур достигает 55°, снежный покров лежит 190—200 дн, в летние месяцы температура 15—17°. Осадков за год — 350—500 мм, основное их количество выпадает летом (Занина, 1958; Агроклиматические ресурсы. . ., 1974). Из-за небольшого количества тепла увлажнение избыточное, что часто ведет к заболачиванию. Почвы мерзлотно-таежные. В отрицательных формах рельефа преобладает болотный тип почвообразования, на вершинах и крутых горных склонах развиты скелетные горно-тундровые и перегнойно-карбонатные почвы, в средних и нижних поясах гор под лиственничной тайгой преобладают суглинистые, щебнистые маломощные почвы, обычно слабооподзоленные.

Описания растительности выполнены на 9 геоботанических профилях общей протяженностью более 120 км, а также в окрестностях поселков Аян и Нель-

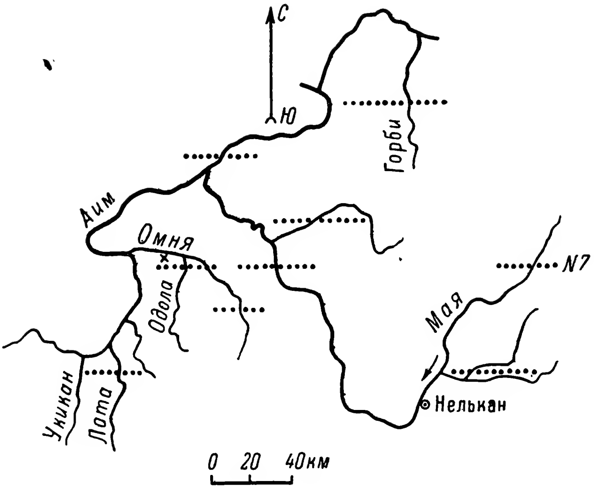


Рис. 1. Схема района исследований.

Пунктиром отмечены места заложения геоботанических профилей, *крестиком* — нахождение ели аянской.

кан по методике В. Н. Сукачева (1972, а, б). Облет на вертолете района исследований помог составить более полное представление о характере растительного покрова. На рис. 1 дана схема района исследований с указанием профилей, один из которых (№ 7) представлен на рис. 2. На профилях закладывались пробные площади для изучения хода роста древостоев с рубкой на каждой 15—20 модельных деревьев. Пробные площади послужили ключевыми участками для описания ассоциаций. Всего заложено 80 пробных площадей, из них в лиственничных лесах — 45. Кроме того, использованы данные измерительно-перечислительной таксации с закладкой более 20 тысяч круговых площадок. Описания сделаны в августе, поэтому весенняя флора не могла быть учтена.

Наблюдается определенная закономерность в смене растительных формаций, начиная от берега реки в направлении водораздела: чозениево-тополевые леса (в пойме) — еловые леса из *Picea obovata* Ledeb. — лиственничники хвощево-грушанковые, зеленомошные, сфагновые (в долине реки) — лиственничники и сосняки горных увалов. Лиственничники могут сразу начинаться после чозениево-тополевых лесов, минуя полосу ельников, как это часто наблюдается в правобережье р. Маи, или вплотную подступать к реке. Иногда выпадает полоса тополевников, но ельники сохраняются. В долинах рек сукцессионные процессы выражены наиболее динамично. Довольно часто прослеживается смена тополевников еловыми лесами в связи со старением поймы, изменением русла реки. Если пойма выходит из-под влияния разливов, уровень мерзлоты поднимается, почвы становятся холодней. Тополь и чозения таких условий не выносят и замещаются елью, а при дальнейшем ухудшении почвенных условий — лиственницей. Тополевники могут сразу сменяться лиственничниками, если вблизи нет источников семян ели. После пожаров ельники чаще сменяются на березняки, реже на лиственничники. Тюлина (1959, 1962) для долин нижних частей бассейнов рек Учура, Маи, Юдомы отмечает преимущественную смену еловых лесов лиственничниками.

Долинные леса занимают ровные или слегка повышенные местоположения древних речных террас между рекой и горными увалами. Долина может быть различной по ширине — от нескольких десятков метров до 3—4 км. Местами коренной берег вплотную подходит к реке и долина не выражена. Иногда долинная и горная части водоразделов нерезко обособлены и перекрываются переходными террасами, как это наблюдается, например, в левобережье р. Омни. Слой вечной мерзлоты в пойме находится глубоко — 1.5—2.0 м, в долинах и на горных увалах — на глубине 0.6—0.9 м.

Леса из лиственницы даурской *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. занимают различные местообитания от пойм рек до верхней границы леса. Экологическая

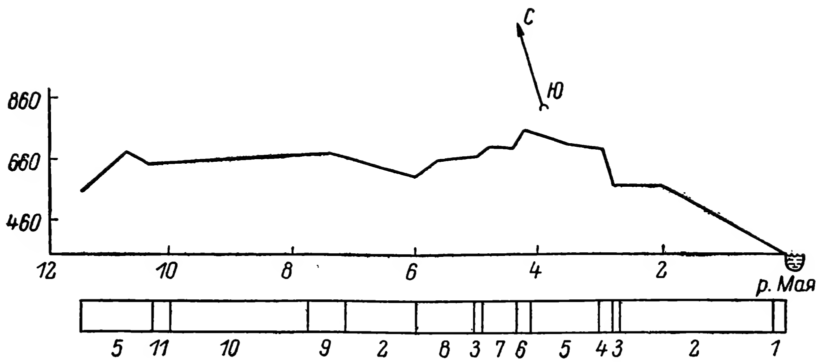


Рис. 2. Геоботанический профиль № 7.

1 — тополевник пойменный, 2 — лиственничник (л.) голубично-зеленомошный, 3 — л. приручьевой, 4 — сосняк рододендроновый, 5 — л. рододендроновый, 6 — л. стланиковый, 7 — сосняк стланиковый, 8 — л. рододендроново-брусничный, 9 — л. стланиково-брусничный, 10 — л. багульниково-зеленомошный, 11 — л. бруснично-ольховниковый. *По оси абсцисс* — расстояние, км; *по оси ординат* — высота, м над ур. м.

амплитуда велика — от сухих горных лиственничников на скелетных каменистых почвах в подгольцовом поясе до изреженных древостоев на болотных торфянистых почвах среди ерниковых и кочкарных болот. Возраст древостоев различный — от 40—70 до 250—300 лет. Значительное влияние на лиственничные леса оказывают пожары, большинство из которых возникает от молний. За счет выгорания на больших пространствах встречаются одновозрастные древостои. Так, в правобережье рек Маи, Горби, на водоразделе рек Омня—Одола простираются громадные массивы лиственничников в возрасте 40—50 и 60—80 лет. Возобновляются лиственничные леса, как правило, без смены пород. Восстановление лиственничников заканчивается к 30—40 годам.

В районе исследований наиболее распространены ассоциации лиственничных лесов из группы зеленомошных (Lariceta hylocomiosa), занимающие 44 % общей площади лиственничников. Они имеют довольно много общего с горными моховыми лиственничниками хр. Тукурингра, описанными В. Б. Куваевым и Н. Н. Стецурой (1985). Моховые лиственничники являются характерным элементом лесной растительности и для Центральной Якутии (Уткин, 1965), хотя и занимают там незначительные площади. Насаждения этой группы располагаются на плоских водораздельных плато высотой 400—500 м над ур. м. и уклонами до 4—6°, а также в межгорных понижениях и на обширных пространствах речных долин. Почвы торфянистые мерзлотно-глеевые, щебнистые и суглинистые, нередко с высоким (около 0.7 м) залеганием вечной мерзлоты. Это определяет низкую продуктивность древостоев, которая колеблется в пределах IV—Va классов бонитета (таксационная характеристика древостоев приводится в таблице). В этой группе нами выделены 4 ассоциации.

Лиственничник бруснично-зеленомошный (Laricetum vaccinioso-hylocomiosum) является наиболее характерной ассоциацией, к ней относятся 18 % всех лиственничных лесов района. В составе древостоя, помимо *Larix gmelinii*, до 20 % *Pinus sylvestris* L., *Betula platyphylla* Sukacz., единично встречается *Populus tremula* L. Сомкнутость крон в старых насаждениях (150—200 лет) — 0.5—0.6, в молодняках — 0.7—0.9. Возобновление лиственницы под пологом удовлетворительное, но после пожаров иногда наблюдается смена пород — появляются березняки вейниково-зеленомошные (в пониженных местах). Однако уже к 30 годам лиственничники восстанавливаются. В подлеске (сомкнутость полога 0.4) преобладают *Rosa acicularis* Lindl., *Ribes triste* Pall., *Alnus fruticosa* Rupr., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Spiraea media* Schmidt. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (проективное покрытие 60—70 %). Обильно представлена *Vaccinium vitis-idaea* L.; реже — *Arctous erythrocarpa* Small, *Pyrola incarnata* (DC.) Fisch., *Corydalis paeonifolia* (Steph.) Pers., *Ledum palustre* L., *Aconitum ranunculoides* Turcz., *Sanguisorba officinalis* L.; куртинами — *Vaccinium uliginosum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. В покрове из зеленых мхов (проективное покрытие 50—70 %) преобладают

Таксационная характеристика древостоев лиственничных лесов

№ пробной площади	Название ассоциаций лиственничников (Л.)	Состав	Возраст, лет	Бонитет	Полнота	Средние		На 1 га	
						высота, м	диаметр, см	число стволов, шт	запас, куб. м
38	Л. бруснично-зеленомошный	10Л, ед. Е, Б	140	IV	0.80	19.0	20.0	880	234
39	То же	10Л, ед. Б	167	IV	0.72	21.2	25.5	480	226
64	»	10Л	118	IV	0.60	18.4	16.9	840	188
65	»	10Л, ед. Б	135	V	0.53	16.3	18.4	640	131
45	»	10Л, ед. С	181	V	0.45	14.0	16.5	610	102
44	»	9Л1С, ед. Б	228	V	0.38	15.2	16.5	550	86
59	Л. багульниково-зеленомошный	10Л, ед. Е, Б	139	V	0.34	14.4	16.6	470	84
76	То же	10Л	200	V	0.58	18.0	20.5	560	177
36	»	10Л, ед. Б	130	V	0.50	15.0	16.0	710	114
40	»	10Л	220	V	0.62	15.5	17.5	640	139
52	Л. голубично-зеленомошный	10Л	108	V	0.55	14.0	13.5	1150	115
42	То же	10Л	183	V	0.74	19.0	20.0	760	219
25	»	10Л, ед. Б	260	Va	0.30	13.4	17.0	380	70
69	»	10Л	180	V	0.53	15.9	17.0	730	142
20	Л. зеленомошный	10Л, ед. С, Е, Б	67	IV	0.81	15.0	12.0	2220	206
7	То же	10Л, ед. Е, Б	114	IV	0.74	20.0	18.0	1010	242
58	»	8Л2Е, ед. Б	173	IV	0.69	19.0	20.0	850	194
1	Л. брусничный	8Л2С, ед. Е	87	IV	0.63	17.0	16.0	980	165
35	То же	10Л, ед. С, Б	147	IV	0.52	21.0	24.0	390	162
41	Л. рододендроново-брусничный	10Л	220	V	0.59	15.1	13.1	1270	142
79	Л. рододендроновый	9Л1С+Б, ед. Ос	154	V	0.53	16.5	17.0	730	155
28	То же	7Л3С	236	V	0.61	15.7	18.5	600	193
53	Л. бруснично-ольховниковый	10Л+С, ед. Б	107	V	0.77	13.0	11.5	1890	154
54	То же	10Л+Б	105	V	0.56	13.5	12.5	1260	107
51	Л. багульниково-ольховниковый	7Л3С	107	V	0.51	13.5	15.0	850	97
43	Л. багульниково-ерниковый	9Л1С	194	V	0.37	15.0	16.0	560	96
57	Л. хвощево-грушанковый	8Л2Е	107	II	1.07	24.5	22.0	1110	429
75	Л. зеленомошно-грушанковый	6Л4Е	168	III	1.02	26.0	34.0	770	462

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. Лишайники, занимающие 5—10 % почвы, представлены в основном видами *Cladonia*, *Peltigera*.

При увеличении влажности и ухудшении дренажа почв насаждения этой ассоциации уступают место лиственничникам багульниково-зеленомошным (Laricetum ledoso-hylocomiosum) и голубично-зеленомошным (L. uliginoso-hylocomiosum), занимающим соответственно 5 и 20 % общей площади лиственничников. При этом происходят постепенное снижение продуктивности древостоя и уменьшение его сомкнутости до 0.3. В случае некоторого улучшения дренажа, например вдоль горных ручьев, в составе древостоя появляется до 20 % *Picea obovata*. Подрост — средней густоты из *Larix gmelinii*. В подлеске, сомкнутость которого 0.4—0.5, преобладает *Betula middendorffii* Trautv. et Mey. высотой до 1 м, реже встречаются другие кустарники, характерные для лиственничников бруснично-зеленомошных. В травяно-кустарничковом ярусе, общее проективное покрытие которого достигает 50—70 %, преобладает *Ledum palustre*, а в более влажных экотопах — *Vaccinium uliginosum*. Кроме этих видов, следует отметить *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Empetrum nigrum* L., *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum pratense* Ehrh., различные виды *Carex*. Хорошо развит покров из зеленых мхов и куртинок сфагнума (покрытие 70—80 %). Лишайники по микроповышениям занимают 10—15 % почвы.

В сводке «Растительный покров СССР» (1956) отмечается преобладание для Аим-Майской депрессии лиственничников багульниковых (правда, с оговоркой на слабую изученность лесов этого района). По нашим данным, такие насаждения занимают в 4 раза меньшую площадь, чем лиственничники, в травяно-кустарничковом ярусе которых доминирует *Vaccinium uliginosum*.

Следует отметить еще одну ассоциацию из этой группы — лиственничник зеленомошный (Laricetum hylocomiosum), — иногда встречающуюся в речных долинах (занимает 1 % общей площади формации лиственничных лесов). Для этих фитоценозов характерно сильное развитие зеленых мхов, покрытие которых около 90—100 %, более редкий подлесок, чем в лиственничниках бруснично-зеленомошных, и отсутствие ярко выраженных доминантов в травяно-кустарничковом ярусе.

В долинах рек на переходах к марям, а иногда в горных распадках на некотором удалении от ручьев встречаются лиственничники группы сфагновых (Lariceta sphagnosa), занимающие 3 % общей площади формации. Микрорельеф кочковатый. Древостой редкий, сомкнутость 0.3—0.4, продуктивность Va класса бонитета. Подлесок редкий из *Betula middendorffii*, *B. exilis* Sukacz., *Salix pseudopentandra* Floder., *S. myrtilloides* L. В травяно-кустарничковом ярусе — *Carex wiluica* Meinsh., *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Smilacina trifoliata* Desf., *Rumex jacutensis* Kom., *Rubus chamaemorus* L. и др. Моховой покров в основном из сфагнума, покрытие 40—50 %. Кустистые лишайники по микроповышениям занимают 5—10 % почвы.

В этой группе хорошо прослеживается ряд заболачивания, начинающийся ассоциацией лиственничник багульниково-сфагновый (Laricetum ledoso-sphagnosum), затем лиственничник голубично-сфагновый (L. uliginoso-sphagnosum) и, наконец, лиственничник ерниково-осоково-сфагновый (L. middendorffii betuloso-caricoso-sphagnosum), за которым следуют сфагновые и осоковые болота.

По мере уменьшения мощности и богатства почвы и увеличения ее сухости, что обычно происходит при произрастании насаждений или на большей (по сравнению с лиственничниками бруснично-зеленомошными) высоте — до 850 м над ур. м., или на более крутых склонах (7—20°) преимущественно южных экспозиций, продуктивность древостоя снижается с IV до V—Va классов бонитета. Сомкнутость древесного полога уменьшается до 0.4—0.3. Наряду с лиственницей нередко встречается сосна, которая при дальнейшем увеличении сухости почвы сменяет лиственницу.

В напочвенном покрове роль доминантов постепенно переходит от зеленых мхов к кустистым лишайникам. В то же время *Vaccinium vitis-idaea* по-прежнему преобладает в травяно-кустарничковом ярусе, придавая характерный облик трем широко распространенным ассоциациям: лиственничникам брусничному (Laricetum vacciniosum), рододендроново-брусничному (L. rhododendroso-vacciniosum) и кедровостланиково-брусничному (L. pumilae pinoso-vacciniosum), объединяемым в группу лиственничников брусничных — Lariceta vacciniosa. Они занимают соответственно 1, 19, 4 % общей площади лиственничников. В этой группе в связи с более редким древостоем наблюдается увеличение густоты подлеска (сомкнутость полога 0.5—0.7) и травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие 60—80 %). Фитоценозы из ассоциации лиственничников брусничных наиболее близки по структуре к лиственничникам бруснично-зеленомошным и встречаются обычно у подножья гор и на переходных террасах. В относительно более влажных экотопах в подлеске преобладает *Rhododendron dahuricum* L. высотой 1.5—2.0 м, а выше по склонам доминирует *Pinus pumila* (Pall.) Regel, высота которого 3—4 м. Кроме них, увеличивается количество *Juniperus sibirica* Burgsd., появляется *Cotoneaster melanocarpa* Lodd., обычны *Alnus fruticosa*, *Rosa acicularis*, *Betula middendorffii*. Хотя общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса высокое, видовой состав довольно беден. Помимо брусники, следует отметить *Limnas stelleri* Trin., *Ledum palustre*, *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng., *Equisetum scirpoides* Michx., *Pyrola incarnata*, *Zigadenus sibiricus* (L.) A. Gray.

В Центральной Якутии, по данным А. И. Уткина (1965), лиственничники брусничные занимают 75 % покрытой лесом площади и определяют характер светлохвойной тайги. Физиономически они отличаются от брусничных лиственничников района наших исследований редким подлеском, не образующим сомкнутого полога, и обильно представленными в травяно-кустарничковом ярусе *Limnas stelleri* и *Arctous erythrocarpa*.

На бедных и маломощных почвах несколько более влажных склонов западной и юго-западной экспозиции группа лиственничников брусничных замещается лиственничниками рододендроновыми (Laricetum rhododendrosum), а у верхней границы леса — лиственничниками стланиковыми (L. pumilae pinosum). Эти ассоциации занимают соответственно 8 и 3 % общей площади формации. При сохранении состава и структуры древостоя и густого подлеска они отличаются от лиственничников рододендроново-брусничных и стланиково-брусничных значительно меньшим обилием брусники и неравномерным развитием травостоя, который приурочен чаще к «окнам» подлеска. В лиственничниках стланиковых заметно участие лишайников, покрывающих 20—40 % почвы.

На каменистых маломощных почвах подгольцового пояса встречаются лиственничники лишайниковые (Laricetum cladinosum), занимающие 3 % общей площади формации. Они представляют собой малопродуктивные (Va класс бонитета), разреженные насаждения с редким подлеском из *Pinus pumila*, *Juniperus sibirica*, *Spiraea media* Schmidt, *Cotoneaster melanocarpa*, не образующим сомкнутого полога. На камнях и почве хорошо развит покров из лишайников (покрытие 60—80 %). Проективное покрытие травостоя всего 10—20 %, но видовой состав богатый — *Limnas stelleri*, *Dendranthema zawadskii* (Herb.) Tzvel., *Thalictrum minus* L., *Dryas punctata* Juz., *Thymus amurensis* Klok., *Tofieldia cernua* Smith, *Saxifraga spinulosa* Adams, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Aquilegia parviflora* Ldb., *Dracocephalum nutans* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Cypripedium guttatum* Sw., *Linnaea borealis* L.

На средних частях склонов крутизной 5—7° (реже до 10—15°) нами описаны две ассоциации, характеризующиеся сильным (сомкнутость полога 0.5—0.7) развитием подлеска из *Alnus fruticosa* (ольховник): лиственничники брусничноольховниковый (Laricetum vaccinioso-fruticosae alnosum) и багульниково-ольховниковый (L. ledoso-fruticosae alnosum), занимающие соответственно 5 и 1 % общей площади лиственничников. Они объединены нами в группу лиственничников ольховниковых (Laricetа fruticosae alnosa), которая имеет много общего с выделяемой Уткиным (1965) аналогичной группой для Центральной Якутии. Однако он в эдафо-фитоценотической схеме лиственничных лесов помещает их в ряду увеличения проточного увлажнения на переходе к застойному увлажнению, с чем трудно согласиться. Лиственничники ольховниковые имеют генетические связи как с лиственничниками брусничной, так и зеленомошной групп.

Древостой в насаждениях этих двух ассоциаций средней полноты или редкий, в его составе примесь *Pinus sylvestris* до 30 %, нечасто *Betula platyphylla*, единично *Populus tremula*. Продуктивность — IV—V классы бонитета. *Alnus fruticosa* является индикатором довольно богатых, влажных и хорошо дренированных почв. Она преобладает на северных и западных склонах в местах выклинивания грунтовых вод. В этих условиях формируются лиственничники багульниково-ольховниковые, генетически связанные с багульниково-зеленомошными, а на горных террасах — лиственничники бруснично-ольховниковые, имеющие тесную связь с брусничными. В покрове на влажных почвах преобладают *Ledum palustre* и *L. macrophyllum* Tolm. Последний широко представлен на водоразделах рек Лата—Укикан, Лата—Омня. В менее влажных местообитаниях характерны *Vaccinium vitis-idaea*, *Limnas stelleri*, *Vaccinium uliginosum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Linnaea borealis*. Очень густой и разнообразный по видовому составу травостой наблюдается в местах выхода грунтовых вод, где произрастают также *Gymnocarpium continentale* (Petrov) Pojark., *G. dryopteris*, *Valeriana officinalis* L. Зеленые мхи покрывают от 10 до 30 % почвы.

На водоразделе Лата—Укикан нами отмечены устойчивые березовые насаждения в возрасте 40—45 лет, пришедшие на смену лиственничникам багульниково-ольховниковым после пожаров.

В подлеске лиственничников багульниково-ерниковых (Laricetum ledosum middendorffii-betulosum) доминирует *Betula middendorffii.* Насаждения этой ассоциации генетически и физиономически весьма близки к лиственничникам багульниково-ольховниковым и замещают последние на более бедных, относительно влажных, но хуже дренированных почвах. Эта ассоциация занимает 1 % площади формации.

Узкими полосами вдоль ручьев как в горах, так и в долинах располагаются лиственничники приручьевые — Laricetum fontinale (занимают 3 % общей площади лиственничников). Почва хорошо дренирована. Древостои средней полноты (0.5—0.6) из *Larix gmelinii*, к которой, как правило, примешиваются *Picea obovata* и *Betula platyphylla* в количестве 20—30 %. Продуктивность в пределах IV класса бонитета. Подрост лиственницы благонадежный, групповой, средней густоты. Подлесок густой, сомкнутость полога 0.7. Преобладают *Alnus fruticosa* и *Betula middendorffii*, редко *Rhododendron parvifolium* Adams и другие виды. Травяной покров развит слабо, покрытие 20 %, состоит из *Arctous erythrocarpa*, *Corydalis paeoniifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Oxycoccus microcarpus* Turcz., по микроповышениям — *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryas punctata.* Зеленые мхи покрывают 80 % почвы, пятнами отмечен сфагнум.

Лиственничники приручьевые, встречающиеся в плоских долинах с постоянным проточным увлажнением, описывал в Южной Якутии в нижнем течении Олекмы Поздняков (1955, 1975).

Наибольшей продуктивностью (II—III классы бонитета) отличаются в описываемом районе лиственничники грушанковые (Lariceta pyrolosa), занимающие 5 % общей площади лиственничных лесов и включающие три ассоциации: лиственничники зеленомошно-грушанковый (L. hylocomioso-pyrolosum), бруснично-грушанковый (L. vaccinioso-pyrolosum) и хвощево-грушанковый (L. equisetoso-pyrolosum). Они приурочены к небольшим выровненным площадкам или западинкам на склонах. Эти участки отличаются относительно плодородными почвами и хорошо увлажняются за счет атмосферных осадков, стекающих с вышележащих частей склона и приносящих гумусовые частицы. Насаждения этой группы встречаются и в долинах рек, где преобладают лиственничники хвощево-грушанковые. Гумусовый горизонт достигает 6 см, свежий. Такой же толщины слой лесной подстилки.

Древостой из *Larix gmelinii*, в долинах нередко до 20—40 % *Picea obovata.* В подлеске доминирует *Alnus fruticosa* высотой до 5 м, кроме нее, *Rosa acicularis*, *Ribes triste*, *Rubus sachalinensis* Levl., *Lonicera altaica* Pall., *Sorbus sibirica* Hedl., *Pinus pumila*, а в долинах встречаются *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Thelycrania alba* (L.) Pojark. Травостой довольно бедный по видовому составу, но развит хорошо, проективное покрытие 70 %. Обильна *Pyrola incarnata*, обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum scirpoides*, *E. pratense*, *Atragene ochotensis* Pall., *Calamagrostis langsdorfii*, в долинах встречаются *Rubus humilifolius* C. A. M., *Majanthemum bifolium* (L.) Schmidt, *Orthilia secunda* (L.) House. Моховой и лишайниковый покровы отсутствуют. На месте этих ассоциаций могут формироваться вторичные леса — березняки грушанковые, продуктивность которых достигает I класса бонитета.

Геоботаническое разнообразие лиственничных лесов исследованного района представлено на схеме эколого-фитоценотических рядов (рис. 3), составленной на основе принципов Сукачева (1972б). Центральное место занимают лиственничники бруснично-зеленомошные из группы наиболее распространенных лиственничников зеленомошных, от которых довольно четко прослеживаются генетические связи с другими ассоциациями. Наша точка зрения совпадает с мнением, высказанным еще В. А. Поварницыным (1949), который также считал эту группу центральной, хотя существуют и другие взгляды (Уткин, 1965).

Хорошо выражен ряд заболачивания (В), связанный с увеличением застойного увлажнения и ухудшением дренажа. Конечная стадия этого ряда — осоково-сфагновая ерниково-лиственничная марь. Чистые сфагновые болота встречаются редко. Ряд увеличения сухости почвогрунтов (А) приводит к формированию группы брусничных лиственничников, для которых характерно

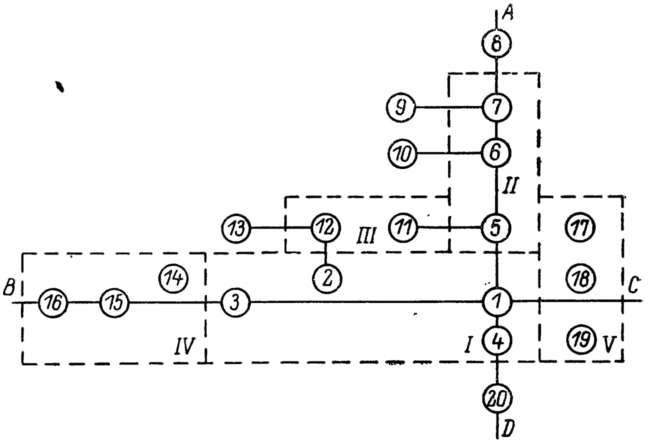


Рис. 3. Эколого-фитоценотическая схема лиственничных лесов.

Группы ассоциаций: *I* — л. зеленомошные, *II* — л. брусничные, *III* — л. ольховниковые, *IV* — л. сфагновые, *V* — л. грушанковые. Ассоциации: *1* — л. бруснично-зеленомошный, *2* — л. багульниково-зеленомошный, *3* — л. голубично-зеленомошный, *4* — л. зеленомошный, *5* — л. брусничный, *6* — л. рододендроново-брусничный, *7* — л. стланиково-брусничный, *8* — л. лишайниковый, *9* — л. стланиковый, *10* — л. рододендроновый, *11* — л. бруснично-ольховниковый, *12* — л. багульниково-ольховниковый, *13* — л. багульниково-ерниковый, *14* — л. багульниково-сфагновый, *15* — л. голубично-сфагновый, *16* — л. ерниково-осоково-сфагновый, *17* — л. бруснично-грушанковый, *18* — л. хвощево-грушанковый, *19* — л. зеленомошно-грушанковый, *20* — л. приручьевой.

постепенное увеличение доминирующей роли рододендрона и кедрового стланика. Заканчивается ряд лишайниковыми лиственничниками с фрагментарным напочвенным покровом. Генетически с ассоциациями этого ряда связаны лиственничники рододендроновые и кедровостланиковые.

Особое место занимает группа лиственничников ольховниковых, связанная с ассоциациями как ряда А, так и ряда В (рис. 3). Лиственничники багульниково-ольховниковые, располагающиеся на довольно крутых склонах, где благодаря выклинивающимся водам обильно развит багульник, связаны с лиственничниками багульниково-зеленомошными, несмотря на неодинаковое положение в рельефе. Что касается лиственничников бруснично-ольховниковых, то их генетическая связь с лиственничниками брусничными несомненна. На более бедных и увлажненных почвах располагаются лиственничники багульниково-ерниковые с хорошо развитым подлеском из березки Миддендорфа.

В ряду с проточным увлажнением (D) находятся лиственничники приручьевые, а самые плодородные почвы в ряду увеличения богатства почв (С) занимают лиственничники грушанковые.

Разработанная типологическая схема, как и другие материалы геоботанического обследования, нашла применение в планах организации лесного хозяйства данного района. Лиственничные леса в эксплуатационном отношении малоперспективны, но велика их водоохранная и противоэрозионная роль.

В заключение хотелось бы сказать о новых данных по уточнению ареала ели аянской — *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr.

В литературе имеются сведения (Манько, Ворошилов, 1971а, б; Манько, 1983) о том, что самой северной точкой естественного произрастания ели аянской в континентальной части Хабаровского края является хр. Кондер. Нами описан участок леса с преобладанием ели аянской в левобережье реки Омня, в ее низовьях, примерно в 120 км севернее хр. Кондер (рис. 1). Это исток небольшого ручья на северном склоне горного распадка. Почва легкая суглинистая с мелким делювием, влажная. Древостой 8Е2Л, возраст 180—200 лет, сомкнутость крон 0.5. Средняя высота ели — 22, лиственницы — 23 м. Семяношение ели слабое. Подрост редкий, из ели и лиственницы в возрасте 20—30 лет, отдельные экземпляры — 60—80 лет.

В подлеске (сомкнутость полога 0.4) преобладают *Alnus fruticosa*, реже *Pinus pumila*, *Rhododendron dahuricum*, *Rosa acicularis*, *Ribes triste*; в травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60 %) — *Pyrola incarnata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Linnaea borealis* и другие виды. Покров из зеленых мхов и пятен сфагнума выражен слабо (покрытие 20 %). Общая площадь участка около 1 га.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Хабаровского края. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 119 с. — *Занина А. А.* Дальневосточные районы, Камчатка и Сахалин. — В кн.: Климат СССР. Вып. 6. Л.: Гидрометеоиздат, 1958, с. 3—167. — *Колесников Б. П.* Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1955. 104 с. — *Колесников Б. П.* Растительность. — В кн.: Дальний Восток. М.: Наука, 1961, с. 183—245. — *Крылов Г. В.* Лесные ресурсы и лесорастительное районирование Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. 240 с. — *Куваев В. Б.*, *Стецура Н. Н.* Горные моховые лиственничники в Зейском государственном заповеднике (хребет Тукурингра). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 221—231. — *Манько Ю. И.* Ель аянская и особенности ее географического распространения. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 30. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983, с. 3—28. — *Манько Ю. И.*, *Ворошилов В. П.* О северном пределе распространения *Picea ajanensis* в материковой части Дальнего Востока. — Бот. журн., 1971а, т. 56, № 9, с. 1343—1351. — *Манько Ю. И.*, *Ворошилов В. П.* К характеристике аянских ельников на северном пределе их распространения. — В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Материалы симпозиума. Т. 2. Владивосток: ДВНЦ АН СССР и Биолого-почв. ин-т, 1971б, с. 173—182. — *Манько Ю. И.*, *Сапожников А. П.*, *Ворошилов В. П.* Краткий очерк растительности и почв Аяно-Майского района Хабаровского края. — В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Материалы симпозиума. Т. 2. Владивосток: ДВНЦ АН СССР и Биолого-почв. ин-т, 1971, с. 142—158. — *Поварницын В. А.* Леса даурской лиственницы СССР. — Бюл. МОИП. Сер. биол., 1949, т. 54, вып. 3, с. 53—67. — *Поздняков Л. К.* Леса бассейна реки Олекмы. — Природа, 1955, № 1, с. 101—105. — *Поздняков Л. К.* Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с. — *Растительный* покров СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 460 с. — *Стариков Г. Ф.* Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1961. 207 с. — *Сукачев В. Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса. — Избранные труды. Т. 1. Л.: Наука, 1972а, с. 259—310. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов леса. — Избранные труды. Т. 1. Л.: Наука, 1972б, с. 15—141. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность среднего и нижнего течений р. Юдомы и р. Маи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 150 с. — *Уткин А. И.* Леса Центральной Якутии. М.: Наука, 1965. 208 с. — *Шлотгауэр С. Д.* Флора и растительность западного Приохотья. М.: Наука, 1978. 132 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географический очерк Индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия). Растительность СССР и зарубежных стран. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1964, т. 16, с. 3—82. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 236 с.

Горьковский государственный университет,
Горьковская экспедиция
Поволжского лесоустроительного предприятия
ВО «Лесопроект».

Получено 19 VI 1986.

УДК 581.9 (571.651)

Бот. журн., т. 72, № 8

Т. М. Заславская, И. Н. Сафронова

ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ с. ОСТРОВНОГО В СРЕДНЕЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА р. МАЛЫЙ АНЮЙ (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

T. M. ZASLAVSKAYA, I. N. SAFRONOVA.
FLORA OF THE OSTROVNOY VILLAGE NEIGHBOURHOOD
IN THE MIDDLE BASIN OF THE MALY ANYUY RIVER
(THE WESTERN CHUKOTKA)

Приводится аннотированный список 274 видов сосудистых растений, встречающихся в окрестностях с. Островного, расположенного в северотаежной части Анюйского нагорья; список содержит 8 новых для флоры нагорья видов. Дается краткий анализ конкретной флоры (КФ).

Северотаежные районы Анюйского нагорья изучены довольно слабо, хотя флора этой территории, расположенной возле границы двух флористических областей (Арктической и Бореальной) и двух растительных зон (тундровой и таежной), представляет собой большой интерес с биогеографической точки зрения. В связи с ограниченным объемом статьи мы приводим здесь только список видов с кратким его анализом. Список составлен на основе полевых исследований и сборов, проведенных авторами в 1977 г. (Сафронова) и 1983 г. (Заславская) в составе Полярной экспедиции БИН АН СССР. В списке семейства и роды расположены по системе Энглера, а виды — по алфавиту. Латинские названия приводятся по сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981) и последующим выпускам «Арктической флоры СССР» (вып. 8, 9). После латинского названия указываются частота встречаемости вида в данной местности и краткая характеристика экотопов, в которых вид обитает. Под термином «роща» объединены ивовые, чозениевые и тополевые рощи, расположенные на высоких террасах реки: под термином «пойменные кустарники» — заросли кустарниковых ив, ольхи, молодых чозений, растущие вдоль русла реки и по берегам проток и озерков, у подножий береговых склонов.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Нередко. Среди каменистых россыпей, в расщелинах скал-останцов на южных склонах сопок.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. Часто. На каменистых и щебнистых склонах сопок, от подножий до вершин; на скалах-останцах.

Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newn. Редко. В сухих луговинах на южных щебнистых склонах сопок.

Equisetum boreale Bong. Часто. На отмелях реки, в рощах и сырых низинах в долине реки, часто на нарушенных участках.

E. fluviatile L. Часто. Образует заросли в старицах, на мелководьях.

E. pratense L. Редко. В зарослях пойменных кустарников и луговинах на песчано-галечных террасах реки.

E. scirpoides Michx. Нечасто. На песчано-галечных речных террасах, реже на обочинах дорог и отвалах карьеров в долине реки.

Selaginella rupestris (L.) Spring. Нечасто. На щебнистых и каменистых склонах сопок, обычно на задернованных участках.

Larix cajanderi Mayr. Обычно. Образует редколесья на надпойменных террасах реки, в нижней и средней частях гор (до 400 м над ур. м.).

Pinus pumila (Pall.) Regel. Обычно. Образует подлесок в горных и пойменных лесах; выше границы леса на горных склонах образует пояс зарослей.

Juniperus sibirica Burgsd. Редко. В лиственничниках на сухих речных террасах и на южных щебнистых склонах сопок.

Sparganium minimum Wallr. Нередко. В неглубоких озерках и старицах.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — Нечасто. На щебнистых и каменистых сухих склонах сопок в средней и верхней частях склонов гор.

Alopecurus aequalis Sobol. Редко. По берегам стариц, в сырых колеях дорог в долине реки.

A. glaucus Less. Нечасто. На глинистых отмелях проток, в луговинах и зарослях ив на песчано-галечных террасах реки.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. Обычно. В умеренно влажных и сырых местах почти повсеместно от речной поймы до вершин сопок.

Agrostis anadyrensis Socz. Нечасто. На сырых отмелях, в зарослях пойменных кустарников, на обочинах дорог, в поселке.

A. kudoi Honda. Нередко. На щебнистых склонах и у подножий сопок, в рощах на высоких речных террасах, реже в редколесьях.

A. stolonifera L. Нередко. На отмелях и умеренно влажных участках песчано-галечных речных террас, в устьях горных ручьев.

Calamagrostis holmii Lange. Нечасто. В зарослях пойменных кустарников и луговинах на террасах реки, в редколесьях на горных склонах.

C. langsdorffii (Link) Trin. Часто. В луговинах на высоких речных террасах, в зарослях пойменных кустарников.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. Нередко. На умеренно сухих участках горных склонов и высоких речных террас.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. Нечасто. На отмелях, в зарослях пойменных кустарников, на обочинах дорог.

C. purpurascens R. Br. Редко. На сухих щебнистых южных склонах сопок, обилен на остепненных участках.

C. purpurea (Trin.) Trin. Обычно. Один из доминантов в луговинах в долине реки, реже в нижних частях горных склонов.

Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. Нечасто. На отмелях, в зарослях пойменных кустарников, в поселке.

Trisetum molle Kunth. Нечасто. В луговинах среди зарослей пойменных кустарников и в рощах, на отмелях, реже по горным ручьям.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. Редко. На галечных пляжах реки, в поселке.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. Очень редко. На пятнах голого грунта в редколесьях в нижних частях горных склонов, пойменных луговинах.

P. arctica R. Br. Нечасто. На увлажненных участках щебнистых склонов и шлейфах гор, реже на высоких речных террасах.

P. glauca Vahl. Обычно. В сухих и умеренно влажных условиях почти повсеместно от поймы реки до вершин гор.

P. palustris L. Очень редко. На влажных участках речных террас.

P. platyantha Kom. (определение В. В. Петровского). — Очень редко. В дриадово-лишайниковых сообществах в поясе кедровника на каменистых склонах.

P. pratensis L. Обычно. В луговинах, рощах и зарослях кустарников на речных террасах, умеренно сухих участках щебнистых горных склонов.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Часто. В воде зарастающих проток и стариц, в мочажинах на речных террасах.

Puccinellia hauptiana V. Krecz. Нечасто. На глинистых берегах проток реки, стариц, в поселке.

Festuca auriculata Drob. Нередко. На сухих южных склонах в нижних и средних частях горных склонов.

F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. Обычно. На сухих и умеренно влажных местах почти повсеместно от речной поймы до вершин гор.

F. jacutica Drob. Редко. На сухих южных склонах сопок, на остепненных участках.

F. lenensis Drob. Нечасто. На сухих южных склонах сопок.

F. rubra L. Очень редко. На галечно-песчаных речных террасах, в зарослях пойменных кустарников.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub. Не часто. В пойменных луговинах, на сухих южных склонах сопок (где бывает очень обилен).

Elytrigia jacutorum (Nevski) Nevski. Нередко. Образует степные сообщества на южных склонах сопок, обилен у скал-останцов.

Roegneria confusa (Roshev.) Nevski. Нередко. На галечных и песчаных речных террасах, в луговинах среди рощ.

R. jacutensis (Drob.) Nevski. Нечасто. На галечных и песчаных отмелях.

R. macroura (Turcz.) Nevski. Часто. Аналогично *R. jacutensis*.

R. scandica Nevski. Очень редко. На каменистых южных склонах сопок.

R. villosa V. Vassil. Редко. На галечных отмелях, в пойменных луговинах, рощах.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. Нередко. На галечных отмелях и в рощах, редко в лиственничниках на высоких речных террасах.

Hordeum jubatum L. Редко. На галечно-песчаных террасах и опушках лиственничников в долине реки, очень обилен в поселке.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. Нечасто. Обилен в сырых низинах в долине реки, полосах стока на горных склонах.

E. polystachion L. Часто. Аналогично *E. brachyantherum* и у проток.

E. russeolum Fries. Часто. По сырым берегам проток и озерков, в депрессиях речных террас, в полосах стока и у ручьев.

E. scheuchzeri Hoppe. Часто. В сырых низинах в долине реки, по берегам проток и озерков, в долинах горных ручьев, полосах стока.

E. vaginatum L. Обычно. Образует кочкарные сообщества на сырых участках в долине реки, на шлейфах гор, в полосах стока.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. Редко. На песчаных и галечно-песчаных отмелях реки, на глинистых берегах озерков.

Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. Обычно. Образует крупнокочкарные сообщества по берегам озерков, проток, реже на отмелях.

C. bonanzensis Britt. Очень редко. В осоково-моховых сообществах по сырым краям зарастающих озерков и проток.

C. curta Good. Очень редко. В заболоченных редколесьях в нижней части склонов и у подножий сопок.

C. globularis L. Обычно. Во влажных и сырых моховых сообществах в редколесьях и зарослях кустарников в долине реки и на склонах.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. Редко. На речных отмелях.

C. lapponica O. Láng. Редко. По сырым краям зарастающих озерков.

C. loliacea L. (определение Петровского). Очень редко. В сырых низинах в долине реки.

C. lugens H. T. Holm. Нередко. В заболоченных редколесьях на шлейфах и в нижних частях горных склонов, реже у ручьев.

C. norvegica Retz. Редко. На каменистых южных склонах невысоких сопок, в ксероморфных луговинах среди кустарников.

C. pediformis C. A. Mey. Нередко. На сухих южных склонах сопок, у скал-останцов (где бывает обилен).

C. podocarpa R. Br. Редко. В травяных и кустарничковых тундрах в верхних и средних частях горных склонов, в долинах горных ручьев.

C. rhynchophysa C. A. Mey. Очень редко. По берегам зарастающих озерков, проток в долине реки.

C. rostrata Stokes. Очень редко. В мочажинах болот в долине реки, на сырых берегах проток и озерков.

C. rotundata Wahlenb. Редко. В мочажинах моховых болот в долине реки, на сырых берегах проток.

C. rupestris All. Редко. На сухих выпуклых участках щебнистых южных склонов сопок, в полосе кедровника.

C. saxatilis L. subsp. laxa (Trautv.) Kalela. Не часто. На сырых участках пойменных террас, по берегам проток и озерков, в долинах речек.

C. stans Drej. Не часто. В сырых мочажинах в долине реки, по сырым берегам стариц и проток, в полосах стока на горных склонах.

C. tripartita All. Редко. В долинах горных ручьев, в полосах стока в основном на южных склонах сопок.

C. vaginata Tausch. Редко. В умеренно влажных условиях в полосе редколесий, среди зарослей кустарников и в полосах стока на склонах.

Juncus brachyspathus Maxim. Нередко. На сырых берегах проток и озерков, по сырым обочинам дорог в долине реки.

J. castaneus Smith. Очень редко. На влажных участках каменистых склонов сопок и среди скал, подмываемых рекой.

Luzula confusa Lindb. Нередко. На каменистых и щебнистых склонах в верхней и средней частях гор, реже в полосе редколесий.

L. multiflora (Retz.) Lej. Нечасто. На сухих участках речных террас, отмелях, на нарушенных местах. Встречаются два подвида, произрастающие в сходных условиях, — subsp. *sibirica* V. Krecz. и subsp. *kjellmanniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.

L. nivalis (Laest.) Spreng. Редко. В долинах горных ручьев и западинах на склонах сопок, в зарослях пойменных кустарников.

L. parviflora (Ehrh.) Desv. Редко. В моховых кустарниковых сообществах на речных террасах.

L. rufescens Fisch. ex E. Mey. Нередко. На сырых участках в горных редколесьях, в зарослях пойменных кустарников.

Veratrum oxysepalum Turcz. Очень редко. В луговинах у водотоков и в долинах горных ручьев.

Allium schoenoprasum L. Очень редко. В луговинах и рощах на галечно-песчаных речных террасах.

A. strictum Schrad. Очень редко. На каменистых и щебнистых южных склонах сопок, на остепненных участках.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. Очень редко. На слабозадернованных участках в верхних частях каменистых северных склонов сопок.

Smilacina trifolia (L.) Desf. Очень редко. В осоково-пушицево-сфагновых сообществах в долине реки.

Populus suaveolens Fisch. Нередко. В рощах на высоких надпойменных террасах реки, где изредка содоминирует.

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. Часто. Содоминирует с ивами, реже тополями, образуя рощи и кустарниковые заросли в долине реки. Редко на каменистых склонах бортов речной долины.

Salix anadyrensis B. Floder. Часто. Обильно в рощах и зарослях пойменных кустарников, у подножий горных склонов. Нередко — по полосам стока, в нижних частях горных склонов.

S. bebbiana Sarg. Очень редко. В нижних частях южных щебнистых и каменистых склонов сопок, в неглубоких лощинах.

S. boganidensis Trautv. Обычно. Образует заросли на речных террасах (рощи), по берегам проток и озерков, редко на склонах бортов речной долины.

S. glauca L. Часто. В кустарниковых сообществах в средних и нижних частях горных склонов и на речных террасах.

S. fuscescens Anderss. Нередко. В заболоченных пушицевых и осоковых моховых кочкарных сообществах в долине реки.

S. hastata L. Обычно. В зарослях пойменных кустарников по берегам проток, стариц, в пойменных лесах.

S. krylovii E. Wolf. Редко. В зарослях ив на речных террасах, по берегам стариц, у водотоков.

S. myrtilloides L. Нередко. В осоково-пушицевых и пушицевых кочкарных сообществах в долине реки.

S. phlebophylla Anderss. Редко. На сухих щебнистых склонах в верхней части гор, реже в полосе кедровника.

S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder. Очень редко. На каменистых южных склонах бортов речной долины.

S. pulchra Cham. s. str. Обычно. Почти повсеместно в сырых и умеренно влажных местах от речной поймы до верхнего пояса гор.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. Нередко. На открытых участках на шлейфах, в нижних частях склонов, у подножий сопок, на террасах реки.

S. schwerinii E. Wolf. Нечасто. На галечных и песчаных высоких речных террасах, изредка содоминирует в ивовых и чозениевых рощах.

S. sphenophylla A. Skvorts. Нечасто. На сухих щебнистых склонах в верхней и средней частях гор, на задернованных участках.

S. tschuktschorum A. Skvorts. Очень редко. На каменистых склонах в верхней части гор.

S. udensis Trautv. et Mey. Редко. В ивовых рощах на речных террасах.

Betula exilis Sukacz. Обычно. В умеренно влажных и умеренно сухих местах почти повсеместно от речной поймы до верхней части гор. Доминирует на заболоченных речных террасах, на открытых щебнистых участках в полосе кедровника.

B. middendorffii Trautv. et Mey. Обычно. Содоминирует в редколесьях и зарослях кедровника в средней и нижней частях гор, у подножий сопок, вдоль русла горных ручьев. Широко распространены гибридные формы.

Alnus fruticosa Rupr. Обычно. Обильно на склонах разных экспозиций, кроме южных, в полосах кедровника и горных редколесий, у подножий гор, в зарослях пойменных кустарников и рощах.

Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. Редко. Среди зарослей кустарников и в редколесьях на сухих каменистых южных склонах сопок и речных террасах.

Rumex graminifolius Lamb. s. str. Нечасто. Обилен на галечно-песчаных отмелях реки, реже в зарослях пойменных кустарников и рощах.

R. sibiricus Hult. Нередко. На песчаных и глинистых наносах реки.

Fallopia convolvulus (L.) A. Löve. Редко. На речных террасах у поселка.

Polygonum humifusum Merk ex C. Koch. Нередко. На глинистых участках в поселке, реже на галечных террасах реки.

P. riparium Georgi. Очень редко. На каменистых верхних частях склонов гор, в разреженных травяных группировках.

P. tripterocarpum A. Gray. Часто. В умеренно влажных и сырых местах почти повсеместно от речной поймы до верхних частей склонов гор.

P. viviparum L. Нередко. На щебнистых верхних частях склонов гор, в разреженных травяных группировках, редко на речных террасах.

Chenopodium karoi (J. Murr) Aellen. Редко. Обилен на глинистых участках в поселке, редко на галечниках реки возле поселка.

Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. Редко. В полосах стока, у ручьев, на влажных задернованных участках в верхних частях склонов гор.

Montia fontana L. Очень редко. На влажных отмелях реки.

Stellaria ciliatosepala Trautv. Часто. Во влажных и сырых местах почти повсеместно от речной поймы до вершин гор.

S. crassifolia Ehrh. Нередко. На сырых участках речных террас, в колеях.

S. dahurica Willd. ex Schlecht. Редко. На сухих мелкоземистых береговых склонах, в сухих лиственничниках на речных террасах.

S. fischeriana Sér. Редко. На галечных террасах реки.

S. palustris Retz. Редко. В осоковых кочкарных сообществах возле стариц-озерков в долине реки, в зарослях пойменных кустарников.

S. peduncularis Bunge. Часто. На щебнистых склонах сопок, береговых обнажениях, речных террасах, среди зарослей пойменных кустарников.

Cerastium maximum L. Очень редко. В луговинах на речных террасах.

Minuartia arctica (Stev. ex Sér.) Graebn. Очень редко. В щебнистых кустарничковых тундрах на теплых склонах в средних частях гор.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause s. l. Редко. В щебнистых тундрах верхней части гор и на прогалинах в полосе кедровника.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. Очень редко. В каменистых травяно-лишайниковых тундрах на плоских вершинах гор, редко в полосе кедровника.

M. verna (L.) Hiern. Очень редко. На галечно-песчаных террасах реки.

Eremogone capillaris (Poir.) Fenzl. Очень редко. В кустарничковых тундрах на щебнистых вершинах и склонах в верхней части гор.

E. tschuktschorum (Regel) Ikonn. Редко. В сухих кустарничково-травяных тундрах на щебнистых склонах в верхней части гор.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. Редко. В зарослях пойменных кустарников и в рощах, на отмелях реки.

Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeill. Редко. На отмелях реки.

Silene stenophylla Ledeb. Нередко. На щебнистых вершинах и склонах в верхней части гор, реже в полосе кедровника.

Lychnis sibirica L. Нередко. На сухих мелкоземистых осыпях южных склонов сопок и на уступах скал-останцов.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl.) Tolm. et Kozhan. Редко. В луговинах на высоких речных террасах, среди кустарников, в рощах.

Dianthus repens Willd. Редко. На щебнистых вершинах и сухих южных склонах сопок, на остепненных участках.

Caltha arctica R. Br. Нечасто. В сырых низинах в долине реки, по берегам зарастающих стариц, проток и озерков.

Delphinium cheilanthum Fisch. Редко. Среди кустарников на сухих южных каменистых склонах сопок.

Aconitum productum Reichenb. Нередко. В умеренно влажных луговинах на каменистых склонах сопок, в долинах ручьев и рек.

Anemone sibirica L. Редко. На каменистых вершинах и верхних частях горных склонов, реже в полосе кедровника.

Pulsatilla davurica (Fisch. ex DC.) Spreng. Нередко. На отмелях реки, в луговинах в рощах.

P. multifida (G. Pritz.) Juz. Нередко. На щебнистых и мелкоземистых южных склонах сопок, в средних и нижних частях склонов гор.

Ranunculus affinis R. Br. Редко. На каменистых и мелкоземистых склонах сопок, у скал.

R. gmelinii DC. Редко. На мелководьях проток, в заболоченных низинах.

R. lapponicus L. Редко. В моховых дернинах среди зарослей пойменных кустарников, в редколесьях и рощах в долине реки.

R. nivalis L. Очень редко. На нивальных участках горных склонов.

R. reptans L. Редко. На галечно-песчаных отмелях реки, возле стариц.

R. sulphureus C. J. Phipps. Редко. В долинах горных ручьев.

Papaver microcarpum DC. Редко. На сухих щебнистых склонах в верхнем поясе гор.

Corydalis sibirica (L. fil.) Pers. Редко. На отвалах карьеров.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. Очень редко. В сообществах из *Elytrigia jacutorum* на остепненных южных склонах сопок.

Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz. Очень редко. На галечных террасах реки возле поселка.

Erysimum cheiranthoides L. Нередко. На речных террасах и в расщелинах скал на южных склонах сопок.

Barbarea orthoceras Ledeb. Редко. На речных террасах, по колеям дорог на щебнистых склонах сопок возле поселка.

Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag. Очень редко. В редколесьях на высоких речных террасах, в промоинах возле поселка.

R. palustris (L.) Bess. Редко. На сырых участках речных террас, в поселке.

Cardamine bellidifolia L. Очень редко. На нивальных участках щебнистых и каменистых верхних частей склонов гор.

C. pratensis L. Нередко. В заболоченных низинах и по окраинам зарастающих стариц и проток.

Arabis umbrosa Turcz. Нередко. На галечных и галечно-песчаных наносах реки, в пойменных рощах.

Draba cinerea Adam. Редко. На сухих южных склонах сопок и высоких галечно-песчаных террасах реки, на остепненных участках.

D. nivalis Liljebl. Нередко. На щебнистых склонах сопок в верхних частях горных склонов, реже в полосе кедровника.

Sedum purpureum (L.) Schult. Очень редко. Обилен на влажных участках и в расщелинах скал береговых обнажений.

Saxifraga cernua L. Редко. На влажных участках и в расщелинах скал, в сырых низинах в долине реки.

S. funstonii (Small) Fedde. Нечасто. На щебнистых и каменистых склонах сопок, обилен в полосе кедровника.

S. nelsoniana D. Don. Очень редко. На нивальных участках щебнистых и каменистых склонов в верхней части гор.

S. nivalis L. Редко. На каменистых осыпях и влажных участках среди скал на склонах северных экспозиций.

Ribes triste Pall. Нечасто. Обилен на сухих южных щебнистых склонах сопок, реже в пойменных лесах.

Spiraea beauverdiana Schneid. Редко. В зарослях кустарников на высоких речных террасах.

Rubus arcticus L. Нередко. На галечно-песчаных террасах реки, в рощах и у подножий береговых склонов.

R. chamaemorus L. Редко. В сырых низинах на речных террасах и нижних частях северных склонов сопок.

R. sachalinensis Lévl. Редко. На каменистых южных склонах сопок.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz. Редко. В кустарниковом ярусе в редколесьях, реже в рощах, на речных террасах.

Comarum palustre L. Нередко. В сырых низинах в долине реки, в зарастающих протоках и старицах.

Potentilla anachoretica Soják. Очень редко. На скалах-останцах на южных склонах сопок.

P. arenosa (Turcz.) Juz. Нередко. На сухих щебнисто-мелкоземистых южных склонах сопок, реже на сухих галечных террасах реки.

P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. Нередко. На каменистых и щебнистых верхних частях склонов гор, на скалах-останцах.

P. jacutica Juz. Редко. На останцах и в расщелинах скал на южных склонах сопок.

P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. Очень редко. На каменистых и щебнистых открытых участках в полосе кедровника на склонах гор.

P. nudicaulis Willd. ex Schlecht. Очень редко. На остепненных участках южных склонов сопок, у скал-останцов.

P. stipularis L. Нередко. В зарослях пойменных кустарников.

P. uniflora Ledeb. Нечасто. На каменистых вершинах и склонах сопок.

Dryas punctata Juz. Обычно. Доминирует в различных вариантах кустарничковых тундр на сухих щебнистых вершинах и склонах сопок.

Sanguisorba officinalis L. Очень редко. На луговинах в лиственничниках на высоких речных террасах.

Rosa acicularis Lindl. Нечасто. В пойменных лесах и нижних частях сухих щебнистых склонов сопок.

Astragalus alpinus L. Нередко. На песчаных и галечных отмелях реки, в рощах и среди зарослей пойменных кустарников.

A. fruticosus Pall. Очень редко. Среди кустарников в нижних частях южных склонов сопок, на береговых обрывах.

A. kolymensis Jurtz. Редко. На щебнистых и каменистых невысоких вершинах и склонах сопок, в полосе кедровника.

A. schelichowii Turcz. Нечасто. На галечниках и песках в пойме реки, редко в рощах и среди зарослей пойменных кустарников.

Oxytropis czukotica Jurtz. Редко. На каменистых и щебнистых участках в верхних частях склонов гор, в полосе кедровника.

O. ochotensis Bunge. Редко. На щебнистых и каменистых вершинах и склонах верхних частей гор.

Hedysarum dasycarpum Turcz.[1] Редко. Среди кустарников на сухих южных склонах сопок, на остепненных участках, береговых обрывах.

H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. Редко. На задернованных участках щебнистых склонов в верхней части гор.

Vicia macrantha Jurtz. Часто. На песчаных и галечных отмелях реки, в зарослях пойменных кустарников, в рощах.

Lathyrus pilosus Cham. Очень редко. В луговинах и пойменных лесах на речных террасах, реже на галечных отмелях реки.

Callitriche palustris L. Очень редко. На песчаных и суглинистых отмелях реки, по берегам зарастающих проток и стариц.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. Часто. На щебнистых сухих склонах сопок и сухих речных террасах, где иногда очень обилен.

Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. Редко. В заболоченных низинах в долине реки, на обочинах дорог, на вырубках.

Chamerion angustifolium (L.) Holub. Редко. На опушках лиственничников в долине реки, на отвалах карьеров.

C. latifolium (L.) Holub. Нередко. На галечных и песчаных террасах реки, среди зарослей пойменных кустарников.

Myriophyllum verticillatum L. Нередко. В воде стариц и проток.

Hippuris vulgaris L. Нечасто. В сырых низинах и старицах в долине реки.

Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk. Редко. В луговинах на каменистых южных склонах сопок, реже в пойменных луговинах.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. Редко. Среди разнотравья на каменистых южных склонах сопок.

Pyrola grandiflora Radius. Нередко. В рощах и редколесьях на речных террасах, в нижних частях горных склонов.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. Нередко. Аналогично предыдущему виду, часто вместе с ним.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. Обычно. Во влажных низинах и на умеренно сухих участках на речных террасах и горных склонах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don. Нечасто. На северных каменистых в верхних и средних частях склонов гор, редко в полосе кедровника.

---

[1] По мнению Б. А. Юрцева (Арктическая флора, 1986), в нашем районе распространен типовой подвид, характерный для континентальных таежных районов Якутии; в тундровой части Анюйского нагорья — арктическая раса вида.

Andromeda polifolia L. Редко. В моховых дернинах в нижних частях и у подножий северных склонов сопок.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. Нередко. В сырых низинах в долине реки, в пушицевых и осоково-моховых сообществах.

Arctous alpina (L.) Niedenzu. Нередко. На дренированных участках в нижней и средней частях горных склонов, иногда очень обилен.

Vaccinium uliginosum L. Обычно. Во влажных и умеренно сухих условиях почти повсеместно от поймы реки до верхней части гор. Обилен.

V. vitis-idaea L. Обычно. На сухих и умеренно влажных участках почти повсеместно от поймы реки до вершин гор. Иногда обилен.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. Редко. В моховых дернинах в нижних частях горных склонов и низинах на речных террасах.

Trientalis europaea L. Очень редко. В луговинах на речных террасах.

Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobk. Очень редко. На щебнистых участках среди кедровника и в верхней части гор.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. Нечасто. На сухих щебнистых и каменистых вершинах и верхних частях горных склонов.

A. septentrionalis L. Редко. На дренированных участках в рощах и редколесьях на речных террасах.

Gentiana glauca Pall. Очень редко. На нивальных участках в долинах горных ручьев в средних и верхних частях горных склонов.

Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni. Очень редко. В луговинах среди лиственничников на высоких речных террасах.

Menyanthes trifoliata L. Редко. По окраинам крупных стариц, в низинах и мочажинах на речных террасах.

Polemonium boreale Adam. Нередко. На отмелях, в луговинах и рощах, реже в редколесьях, на речных террасах.

Phlox sibirica L. Очень редко. На сухих южных склонах сопок, на останцах, часто на остепненных участках.

Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg. Очень редко. В редкотравных тундрах верхних частей южных склонов гор.

Lappula squarrosa (Ret.) Dumort. Очень редко. На мелкоземе южных склонов сопок, обилен на остепненных участках.

Dracocephalum palmatum Steph. Нередко. На щебнистых и каменистых осыпях в нижних частях горных склонов, на береговых обрывах.

Thymus oxyodontus Klok. Нередко. На каменистых и мелкоземистых южных склонах сопок, обилен на остепненных участках.

Veronica incana L. Нередко. На каменистых и мелкоземистых южных склонах сопок, реже в сухих луговинах на речных террасах.

Castilleja yukonis Pennell. Очень редко. На остепненных участках южных щебнистых склонов сопок в нижних частях горных склонов.

C. rubra (Drob.) Rebr. Нечасто. В луговинах среди рощ и зарослях пойменных кустарников, на речных террасах.

Pedicularis adamsii Hult. Нередко. На щебнистых вершинах и в верхних частях склонов гор.

P. amoena Adam ex Stev. Нередко. В кустарничковых щебнистых тундрах в верхних частях горных склонов, реже в полосе кедровника.

P. labradorica Wirsing. Не часто. В заболоченных низинах в долине реки, среди кустарников в нижних частях и у подножий склонов гор.

P. lapponica L. Нередко. В сырых низинах в долине реки.

P. sceptrum-carolinum L. Нечасто. В зарослях кустарников и в рощах на речных террасах, где бывает очень обилен.

P. sudetica Willd. subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky. Нечасто. В зарослях кустарников, в рощах (где очень обилен) и лугах, в заболоченных низинах на речных террасах.

P. venusta (Bunge) Bunge (определение Петровского). Очень редко. На остепненных участках южных склонов сопок, у останцов.

Pinguicula villosa L. Нередко. В сфагновых дернинах в нижних частях горных склонов и заболоченных низинах в долине реки.

Utricularia vulgaris L. Нередко. В воде зарастающих стариц и озер.

Galium boreale L. Нередко. В луговинах на речных террасах.

G. densiflorum Ledeb. Нередко. В луговинах на речных террасах, обильно на щебнистых южных склонах сопок и на остепненных местах.

G. trifidum L. Очень редко. В сырых осоковых и пушицевых моховых кочкарных сообществах в долине реки.

Linnaea borealis L. Редко. В редколесьях в нижних частях горных склонов, реже в долинах горных ручьев в полосе редколесий.

Adoxa moschatellina L. Редко. В зарослях пойменных кустарников, реже в рощах и пойменных лесах.

Valeriana capitata Pall. ex Link. Нередко. В сырых моховых редколесьях на горных склонах и в зарослях пойменных кустарников.

Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey. Редко. На остепненных участках южных щебнистых склонов сопок.

Aster alpinus L. Редко. На каменистых и щебнистых вершинах и южных склонах в верхней части гор.

A. sibiricus L. Редко. На галечных отмелях реки, в луговинах и рощах на речных террасах.

Erigeron politus Fries. Редко. В зарослях пойменных кустарников, у подножий береговых склонов, реже в горных редколесьях.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. Редко. В сухих разнотравных лиственничниках на высоких речных террасах, редко на склонах гор.

Ptarmica camtschatica (Rupr. ex Heimerl.) Kom. Очень редко. Единственная находка — в сухом лиственничнике на речной террасе.

Matricaria hookeri (Sch. Bip.) Czer. Очень редко. Единично на глинистых субстратах в поселке и в окрестностях поселка.

Tanacetum boreale Fisch. ex DC. Редко. В зарослях пойменных кустарников, в луговинах и рощах на речных террасах.

Artemisia arctica Less. Нередко. На щебнистых и каменистых вершинах и склонах в верхнем и среднем поясах гор.

A. glomerata Ledeb. Нередко. На щебнистых склонах в верхней части гор.

A. furcata Bieb. Редко. На щебнистых и каменистых вершинах и склонах в верхней части гор, чаще в полосе кедровника.

A. gmelinii Web. ex Stechm. subsp. *scheludjakoviae* Korobk. Редко. На скалах и осыпях южных склонов сопок, реже на террасах реки.

A. kruhsiana Bess. Нередко. На каменистых и мелкоземистых береговых склонах, на осыпях.

A. laciniatiformis Kom. Редко. На южных каменистых склонах сопок, на остепненных участках, у скал-останцов.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke. Нечасто. На отмелях реки.

A. tilesii Ledeb. Нередко. В зарослях пойменных кустарников, в луговинах на глинистых берегах проток реки.

Endocellion sibiricum (J. F. Gmel.) Toman. Редко. В зарослях пойменных кустарников и луговинах на песчаных речных террасах.

Petasites frigidus (L.) Cass. Редко. На галечно-песчаных речных террасах, по обочинам дорог в долине реки.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin. Редко. В травяно-кустарничковых сообществах на щебнистых склонах в верхней части гор.

A. iljinii (Maguire) Iljin. Редко. В луговинах среди пойменных лесов и кустарников, на высоких речных террасах.

Senecio congestus (R. Br.) DC. Редко. По сырым участкам в пушицевых сообществах в нижних частях горных склонов.

S. tundricola Tolm. Очень редко. На каменистых склонах в верхней части гор, реже в полосе кедровника.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. Редко. На каменистых и щебнистых северных склонах в верхней части гор, редко среди кедровника.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. Очень редко. На нивальных участках в долинах горных ручьев в полосе горных тундр.

T. ceratophorum (Ledeb.) DC. Редко. В сухих кустарниковых редколесьях в нижних частях горных склонов, на береговых обрывах.

T. macroceras Dahlst. Нередко. В зарослях кустарников и рощах на речных террасах, редко на береговых склонах.

Lactuca sibirica (L.) Maxim. Нередко. В луговинах среди пойменных кустарников и в рощах, где бывает обилен.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. Редко. На каменистых южных склонах гор, в верхней части.

Как следует из приведенного списка, флора окрестностей с. Островного по составу видов довольно обычна для территории Анюйского нагорья (ср.: Заславская, 1981), однако она имеет и ряд отличительных черт. Уровень видового богатства КФ «Островное» близок к уровню других КФ северотаежных районов Западной Чукотки (Заславская, 1982; Заславская, Петровский, 1983; Петровский, Плиева, 1984, 1986). В то же время соотношение географических элементов в КФ «Островное» значительно отличается от других резким преобладанием здесь видов бореальной фракции (47.8 %) и очень невысоким участием видов арктической фракции (22.7 %) — такое соотношение географических элементов неизвестно пока ни в одной из обследованных нами флор в пределах Анюйского нагорья (Заславская, 1982). Именно в составе бореальной фракции обнаруживаются все характерные для данной КФ виды, не встреченные прежде ни в одном районе Анюйского нагорья: *Agrostis stolonifera*, *Poa platyantha*, *Festuca jacutica*, *Carex loliaceae*, *C. rhynchophysa*, *Astragalus fruticosus*, *Pedicularis venusta*, *Ptarmica camtschatica*. Кроме того, здесь отмечено второе местонахождение *Lappula squarrosa* и *Veronica incana* в пределах Анюйского нагорья (см.: Петровский, Заславская, 1981). Своеобразие флоры этой территории подчеркивается не только присутствием новых видов, но и отсутствием большого числа очень обычных в нагорье видов, для которых здесь имеются вполне подходящие условия существования: *Festuca altaica*, *Kobresia myosuroides*, *Carex melanocarpa*, *C. fuscidula*, *C. misandra*, *Erysimum pallasii*, *Cerastium beeringianum*, *Parrya nudicaulis*, *Draba hirta*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Novosieversia glacialis*, *Arctous erythrocarpa*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis oederi* и др. Возможно, некоторые из видов, приведенных в этом перечне, пропущены коллекторами или не попали в пределы территории, включаемой в данную конкретную флору (площадью $\approx$300 км^2), так как для достаточно полного выявления состава КФ в среднегорных районах Анюйского нагорья необходимо обследовать территорию площадью около 500 км^2 (см. Заславская, Петровский, 1981). Однако бóльшая часть отсутствующих здесь видов несомненно не обнаружена по иным причинам: вследствие бóльшей засушливости микроклимата этого района, крайне ограниченного распространения обычных в нагорье нивальных местообитаний, географического положения исследуемого района возле границы тундры и северных редколесий, на границе крупного среднегорного массива с тундровой растительностью (занимающего более двух третей территории конкретной флоры окрестностей с. Островного) и обширной, заболоченной и залесенной равнины.

Таким образом, как позитивные, так и негативные отличия данной конкретной флоры от КФ других районов Анюйского нагорья позволяют сделать вывод о том, что флора окрестностей с. Островного является бореальной горной флорой, которую предварительно (пока нет данных из районов Анюйской низменности, расположенной к западу от исследованного района) следует относить к Анюйской провинции Бореальной флористической области.

В заключение пользуемся случаем выразить глубокую признательность сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР В. В. Петровскому, Б. А. Юрцеву и А. А. Коробкову за помощь в определении гербария.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Вып. 1—9. М.; Л.: Изд-во АН СССР; Наука, 1960—1986. — *Заславская Т. М.* Конспект флоры тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка). Л., 1981. 129 с. Деп. ВИНИТИ, № 5112-81Деп, реф. № 2В762Деп. — *Заславская Т. М.* Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 185—195. — *Заславская Т. М., Петровский В. В.* Применение метода конкретных флор при изучении горных районов Арктики (на примере Анюйского нагорья). — В кн.: Биологические проблемы Севера, IX Симпозиум. Ч. 1. Сыктывкар, 1981, с. 24. — *Заславская Т. М., Петров-*

ский В. В. О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 162—174. — *Петровский В. В., Заславская Т. М. (Королева).* К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 662—673. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* Флора окрестностей горы Вулканной (Анюйское нагорье). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1355—1363. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре колымско-анадырского водораздела. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1354—1365. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 XII 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 56 : 581

Л. Б. Головнева

НОВЫЙ ВИД РОДА *HAEMANTHOPHYLLUM* ИЗ РАРЫТКИНСКОЙ СВИТЫ КОРЯКСКОГО НАГОРЬЯ

L. B. GOLOVNYOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HAEMANTHOPHYLLUM* FROM THE RARYTKIAN SERIES OF KORYAK UPLAND

Описывается новый вид рарыткинской флоры — *Haemanthophyllum cordatum* с характерным дуговидным жилкованием. Проведено сравнение листьев рода *Haemanthophyllum* с листьями современных представителей семейств *Alismataceae*, *Amaryllidaceae*, *Potamogetonaceae* и *Aponogetonaceae*. В род *Haemanthophyllum* включены несколько ископаемых однодольных растений, которые раньше относили к другим родам.

На территории Корякского нагорья довольно широко распространены меловые континентальные отложения, содержащие остатки ископаемых растений, среди которых большой интерес представляют находки в рарыткинской свите маастрихт-датского возраста. Основные местонахождения растительных остатков известны в бассейне нижнего течения рек Анадырь и Великая и расположенного между ними хр. Рарыткин.

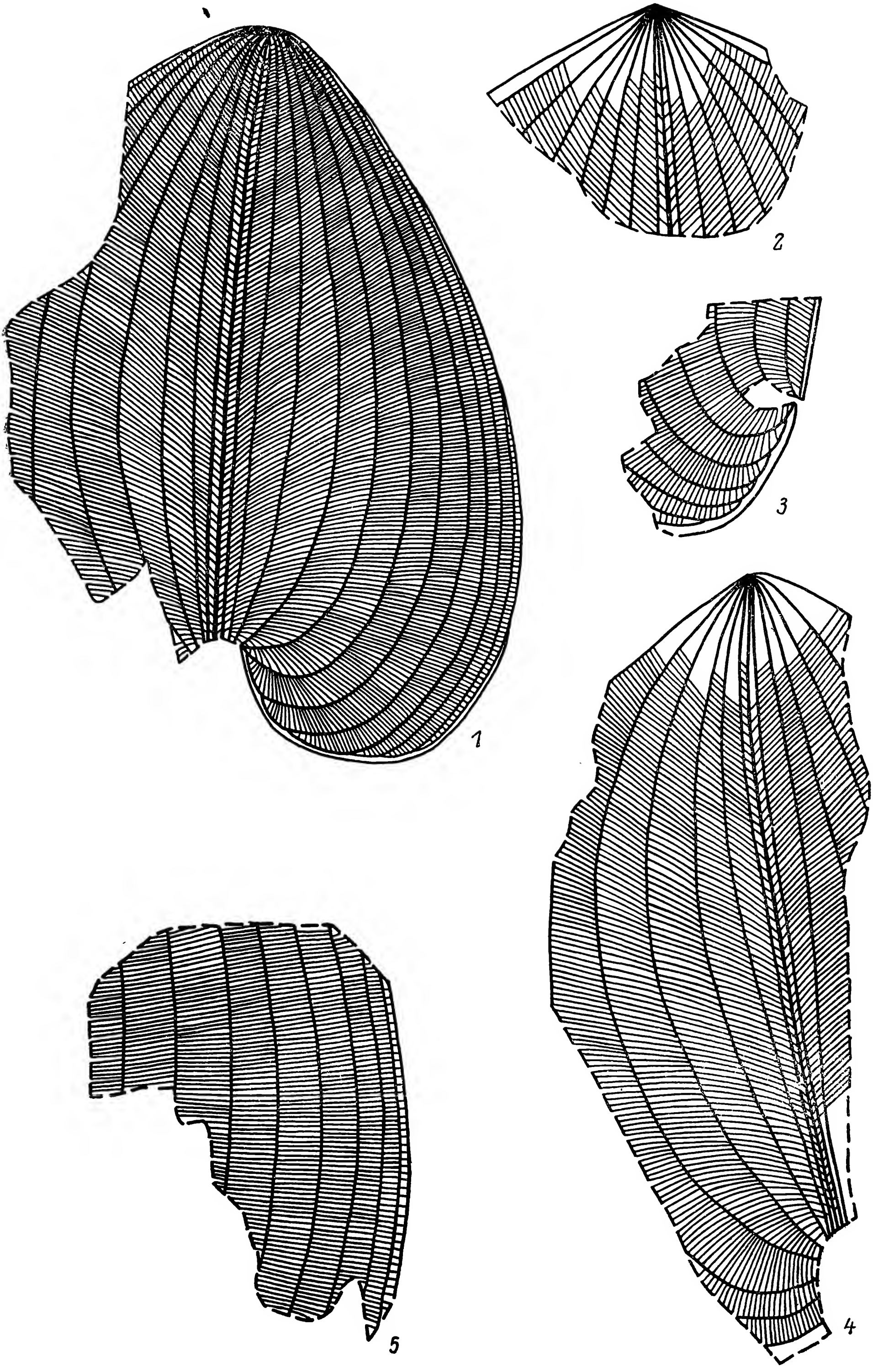
Рарыткинская флора является одной из самых северных в ряду позднемеловых флор северо-востока СССР и имеет важное значение для изучения палеофлористической зональности на границе мела и палеогена, а также связей между Азией и Северной Америкой через Берингию. Вследствие длительного времени существования рарыткинская флора весьма неоднородна по составу и включает в себя 3, а возможно, и 4 палеофлористических комплекса. Неодинаковый объем свиты в разных местах обусловил существование различных точек зрения при оценке возраста флоры, а также ошибок при смешении коллекций из разных горизонтов. Это заставило предпринять попытку более глубокого, монографического изучения рарыткинской флоры, необходимость которого отмечал еще А. Н. Криштофович. С этой целью летом 1985 г. во время экспедиционных работ были произведены послойные сборы растительных остатков из отложений рарыткинской свиты в бассейне р. Горной и по правому берегу р. Анадыря от р. Ключ до мыса Телеграфического. Нам удалось установить в рарыткинской флоре около 50 видов папоротников, голосеменных и цветковых растений из семейств *Equisetaceae*, *Onocleaceae*, *Cyatheaceae*, *Ginkgoaceae*, *Taxodiaceae*, *Pinaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Celastraceae*, *Vitaceae*, *Caprifoliaceae* и др.

Среди них обнаружены около 30 отпечатков сердцевидных листьев однодольных растений с характерным дугонервным жилкованием и частыми поперечными жилками (см. рисунок, *1*). Ниже они описываются как новый вид рода *Haemanthophyllum*. Этот род был выделен Л. Ю. Буданцевым (1983) в палеоцен-эоценовых отложениях Камчатки.

Haemanthophyllum cordatum Golovneva sp. nov.

(табл. I, *1*, *2*, *4*, *5*; табл. II, *2*; рисунок, *1*—*5*)

Описание. Листья простые, черешковые, широкоэллиптические, яйцевидные или цельнокрайные, в основании глубокосердцевидные, на верхушке



Haemanthophyllum cordatum.

1 — голотип, обр. № 101, кол. БИН № 967; *2* — обр. № 134, верхушка листа; *3* — обр. № 133, часть основания; *4* — обр. № 141; *5* — обр. № 133а, край листа.

короткозаостренные, притупленные или закругленные. Пластинка листа очень тонкая, нежная, с хорошо выделяющимися жилками. Черешок не сохранился, однако по строению основания видно, что он был сравнительно тонким и при входе в лист сразу расщеплялся на веер жилок. Размеры листа от 4 до 18 см дл. и от 3 до 14 см шир. Наиболее обычны листья 10—12 см дл. Жилкование дуговидное. В центре три сближенные параллельные жилки, которые несколько утолщены (табл. II, *2*). Вторичных боковых жилок 8—13 пар. Они тонкие, идут, плавно изгибаясь, параллельно краю и сходятся у верхушки. Промежутки между ними сужаются в центре листа и около края. В основании листа часть вторичных боковых жилок выходит непосредственно из черешка веером, а часть постепенно ответвляется от других боковых жилок (табл. I, *5*; рисунок, *1*, *3*). Вторичные боковые жилки соединяются тонкими, частыми, параллельными, неветвящимися лестничными анастомозами. Число анастомозов на 1 см длины листа достигает 13—18. Между центральными жилками поперечные анастомозы более редкие. Угол между вторичными боковыми и поперечными третичными жилками в центре листа составляет 40—50°, а к краю постепенно достигает 90°. Поперечные третичные жилки соединяются тончайшими извилистыми жилками 4-го порядка, которые образуют 2 ряда неправильной формы ячеек (табл. I, *2*). У большинства экземпляров они плохо сохраняются и не видны.

Голотип. Отпечаток листа, образец № 101, кол. № 967 БИН, рарыткинская свита, местонахождение ТЛ-12, маастрихт-даний. (Табл. I, *1*, *4*, *5*; табл. II, *2*).

Материал. Около 30 отпечатков фрагментов разных частей листа из местонахождений 9, 12, 40, 72 по р. Горной и 87 по р. Анадырю.

Сравнения и замечания. От *Haemanthophyllum kamtschaticum* Budants. *H. cordatum* Golovneva отличается меньшей величиной и формой пластинки листа. У *H. cordatum* лист глубокосердцевидный с притупленной или закругленной верхушкой, а у *H. kamtschaticum* основание слабосердцевидное или клиновидное, верхушка вытянутая и заостренная. *H. kamtschaticum* имеет более мощный черешок и толстую центральную жилку, от которой на протяжении длины листа отходят боковые жилки. У *H. cordatum* черешок тонкий и обычно сразу при входе в пластинку разделяется на отдельные жилки. Для него характерно наличие трех параллельных утолщенных жилок в центре листа. Поперечное третичное жилкование у *H. cordatum* более частое: 13—18 жилок на 1 см по сравнению с 9—12 у *H. kamtschaticum*. Жилкование 4-го порядка у *H. cordatum* развито плохо и представляет собой 2 ряда неправильных ячеек. У *H. kamtschaticum* жилкование 4-го порядка более четкое и состоит из двух рядов почти правильных четырех- и пятиугольников.

По-видимому, оба вида были прибрежно-водными или водными растениями, образующими розетку листьев.

Из современных растений листья *Haemanthophyllum cordatum* очень похожи на листья рода *Aponogeton*, в частности *A. desertorum* Zeyh. ex Spreng и *A. leptostachyum* E. Mey. ex Baker. Сходство с этим родом проявляется в таких признаках, как 3 сближенные утолщенные жилки в центре листа (табл. II, *1*, *2*), частое поперечное третичное жилкование и, наконец, характер четвертичного жилкования (табл. I, *2*, *3*), представленного двумя рядами ячеек. Однако *Haemanthophyllum* отличается от *Aponogeton* большим и непостоянным количеством вторичных боковых жилок. Их число у ископаемого рода достигает 8—13 пар, а у современного *Aponogeton* обычно 4—6 пар. Форма листа большинства современных видов *Aponogeton* узкоэллиптическая или ремневидная, без сердцевидного основания. Все это не дает возможности сближать *Haemanthophyllum* с *Aponogeton*.

Похожими на *Haemanthophyllum* являются также листья некоторых родов из сем. *Amaryllidaceae* — *Griffinia*, *Eucharis*, *Haemanthus* и некоторые другие. Особенно сходно строение листьев *Haemanthophyllum kamtschaticum* и *Haemanthus katherinae* Bak. Оба вида имеют крупные листья с мощным черешком, толстой центральной жилкой и перисто-дуговидным жилкованием. Для *Haemanthus* также характерно большое и непостоянное число вторичных боковых жилок и ответвление их не только от центральной, но и от других боковых жилок в основании листа, как у *Haemanthophyllum*. В верхушке листа единая центральная составная жилка *Haemanthus* превращается в тройную [1] (табл. II, *4*). Поперечное третичное жилкование у *Haemanthus* более редкое, а четвертичное полностью отсутствует, в то время как у *Haemanthophyllum* оно хорошо развито. Поэтому род *Haemanthophyllum* не может быть отнесен к сем. *Amaryllidaceae*.

Помимо *Haemanthophyllum cordatum* и *H. kamtschaticum*, в ископаемом состоянии встречаются растения, жилкование листьев которых по всем основным признакам соответствует роду *Haemanthophyllum*. До сих пор их сближали с сем. *Alismataceae* или даже относили к роду *Alisma*. Это:

Alisma macrophylla Heer

Heer, 1877, tab. 27; tab. 28, fig. 3b, 3c, 4—7, палеоген Шпицбергена.
Криштофович, 1956, табл. 8, фиг. 5, олигоцен Ашутаса (Казахстан).
Раюшкина, Кудерина, 1979, жанааркинская свита, олигоцен, Казахстан.

Alismaphyllites grandifolius (Penhallow) R. W. Brown

Brown, 1962, pl. 15, fig. 1, 4, 6, формация Форт-Юнион, США.

Однако жилкование алисмовых почти по всем признакам отличается от жилкования *Haemanthophyllum* и приведенных ископаемых листьев. Представители *Alismataceae* имеют одну толстую составную центральную жилку. Число вторичных боковых жилок невелико, обычно 3—4 пары. Они выходят только из основания листа и начинают сливаться друг с другом у края на некотором расстоянии от верхушки (табл. II, *5*). Вследствие этого вторичные боковые жилки в большинстве своем не параллельны краю листа, как у *Haemanthophyllum*. Расстояние между центральной и ближайшими боковыми жилками у алисмы больше, чем между боковыми жилками около края листа, в то время как у *Haemanthophyllum* вторичные боковые жилки в центре сближены. Поперечное третичное жилкование у *Alisma* редкое (1—3 жилки на 1 см), зато очень хорошо развита система четвертичного жилкования, представленная частыми, продольными, ветвящимися, изогнутыми жилками, между которыми имеется сеть еще более мелких, анастомозирующих жилок, также вытянутых вдоль оси листа (табл. II, *3*). O. Heer (1877) сравнивал *Alisma macrophylla* еще с другим родом сем. *Alismataceae* — *Caldesia* (табл. II, *5*, *6*) — из-за внешне сходного частого третичного поперечного жилкования. Однако листья кальдезии очень мелкие (1.5—3 см дл.), и жилкование у нее такое же, как у всех *Alismataceae*, но отличается от *Haemanthophyllum*.

Таким образом, образцы, описанные Heer, А. Н. Криштофовичем и Г. С. Раюшкиной, не могут быть отнесены к современному роду *Alisma* и должны быть переведены в род *Haemanthophyllum*. Название *Alismaphyllites*, приводимое R. Brown, не является приоритетным для этого рода, поскольку было употреблено раньше его F. Knowlton (1917, табл. 55, *1*) совсем для другого растения. *Alismaphyllites crassifolium* Knowlt. из формации Ратон представляет собой участок стебля с тремя овально-ланцетными низбегающими листьями с очень частым дуговидным жилкованием и без поперечных анастомозов и центральной жилки. Другие приводимые R. W. Brown в синонимике таксоны — *Majanthemophyllum grandifolium* Penhallow и *Clintonia oblongifolium* Penhallow (Penhallow, 1902) — из формации Паскапу тоже отличаются от *Alismaphyllites grandifolium* характером вторичного и третичного жилкования листьев и не могут быть объединены с *Haemanthophyllum*.

В результате в состав рода *Haemanthophyllum* входят следующие виды: *Haemanthophyllum kamtschaticum* Budants., *H. cordatum* Golovneva, *H. macrophyllum* (Heer) Golovneva comb. nov. (*Alisma macrophylla* Heer, Fl. foss. arctica, Bd 4, 1877, tab. 27; tab. 28, *3b*, *3c*, *4—7*), *Haemanthophyllum grandifolium* (R. W. Brown) Golovneva comb. nov. (*Alismaphyllites grandifolius* (Penhallow) R. W. Brown; Paleocene Fl. Rocky Mountain and Great Plain, 1962, pl. 15, igs. 1, 4, 6).

---

[1] Таким образом, наличие центральной тройной жилки нельзя считать специфическим признаком представителей сем. *Aponogetonaceae* (Жилин, 1974).

Вероятно, листья из олигоцена Казахстана, описанные Криштофовичем и Раюшкиной как *Alisma macrophylla*, принадлежат особому виду, но поскольку материал из Ашутаса имеет плохую сохранность, а у Раюшкиной приведены только рисунки, то детального сравнения казахстанских листьев с образцами Heer сделать нельзя.

Из других ископаемых растений к роду *Haemanthophyllum*, возможно, относится *Potamogeton nordenskioldii* Heer (Heer, 1877, tab. 27, *1—3a*) из палеогена Шпицбергена, который также указывается для цагаянской флоры В. А. Красиловым (1976, табл. II, *3*, *4*). Эти листья имеют вытянутую овальную или узкоэллиптическую форму, но сходную с *Haemanthophyllum* систему вторичного и поперечного третичного жилкования, а также тройную центральную жилку. Что касается рода *Potamogeton*, то у его листьев хорошо развитое четвертичное продольное жилкование резко преобладает над редкими поперечными третичными жилками, в то время как у *Haemanthophyllum* и ископаемых представителей *Potamogeton nordenskioldii* Heer более развита система поперечного жилкования.

Таким образом, морфологическое изучение листьев *Haemanthophyllum* и сравнение его с другими однодольными из семейств *Aponogetonaceae*, *Amaryllidaceae*, *Alismataceae* и *Potamogetonaceae* позволяют заключить, что этот род имел признаки, характерные для родов различных семейств однодольных растений, но в то же время не может быть отнесен ни к одному современному роду и даже семейству. Возможно, представители *Haemanthophyllum* принадлежали к какой-то предковой группе прибрежно-водных однодольных растений, которые были широко распространены как в географическом отношении — Шпицберген, Казахстан, Камчатка, Приморье, Чукотка и северо-западные районы Северной Америки, так и стратиграфически — от верхнего мела до олигоцена.

ЛИТЕРАТУРА

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 158 с. — *Василевская Н. Д.*, *Абрамова Л. Н.* Флористические комплексы верхнемеловых отложений Корякско-Анадырской области. — В кн.: Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л.: НИИГА, 1974, с. 31—38. — *Жилин С. Г.* Первый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1203—1206. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 91 с. — *Криштофович А. Н.*, *Палибин И. В.* и др. Олигоценовая флора г. Ашутас в Казахстане. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 8, вып. 1, 1956. 177 с. — *Криштофович А. Н.* Ископаемая флора Пенжинской губы, оз. Тас-Тах и хр. Рарыткин. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 8, вып. 3, 1958 с. 74—120. — *Раюшкина Г. С.*, *Кудерина Л. Д.* Палеонтологические находки в Жайремском карьере. — Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1979, № 1, с. 11—19. — *Berry E. W.* Lower Cretaceous of Maryland. Baltimor, Maryland Geol. Survey, 1911. 151 p. — *Brown R. W.* Paleocene Flora of Rocky Mountain and Great Plains. — U. S. Geol. Survey. Prof. paper 375. Washington, 1962. 117 p. — *Heer O.* Beitrage zur fossilen Flora Spitzbergen. — Flora Fossilis Arctica. Bd 4. 1877. 141 S. — *Knowlton F. H.* Fossil Floras of the Vermejo and Raton formation of Colorado and New Mexico. — U. S. Geol. Survey. Prof. paper 101. Washington, 1917, p. 223—351. — *Penhallow D. P.* Notes on Cretaceous and Tertiary plants of Canada. — Royl. Soc. Canada Trans., 1902, 2d ser., vol. 8, sec. 4, p. 31—91.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VII 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 005.576.16 (575.4)

Д. Курбанов

НОВИНКИ ФЛОРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА

J. KURBANOV. NEW FINDINGS IN THE FLORA OF NORTH-WESTERN KOPETDAGH

Экспедиционные исследования, проведенные в 1986 г. в Северо-Западном Копетдаге, а также просмотр гербарного материала, хранящегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова, позволили выявить ряд флористических новинок, среди которых одно растение оказалось новым видом для флоры СССР, одно для Средней Азии, два для флоры Туркмении, одно для Западно-Копетдагского флористического округа и, наконец, 8 видов приводятся впервые для флоры Северо-Западного Копетдага.

Новый вид для флоры СССР

Galium setaceum Lam. — Древнесредиземноморский вид, в Северо-Западном Копетдаге находится на восточных пределах своего ареала. Пока найден лишь в урочище Узунакар в западной части хр. Большой Балхан, где приурочен к группировкам шибляка на мелкоземисто-щебнистых склонах. Очень мелкое, незаметное растение, поэтому, возможно, пропускается коллекторами.

Новый вид (и род) для флоры Средней Азии

Urospermum picroides (L.) Scop. ex F. W. Schmidt — В районе исследований имеется одно местонахождение в урочище Кызылйылгын. Растет по щебнистым, каменистым склонам и выходам пестроцветных глин в полосе развития группировок шибляка. На этом участке хвостосемянник горчаковидный связан с ксерофитно-фриганоидными ценозами *Punica granatum* L. Именно здесь у него проходит самая северо-восточная граница ареала. Общий ареал атлантико-древнесредиземноморский.

Новые виды для флоры Туркменистана

Climacoptera aralensis (Iljin) Botsch. — В районе исследований широко распространен на засоленных глинистых склонах в урочищах Терсакан, Шарлаук, где составляет основу однолетнесолянковой растительности. Южнее вид встречается на солончаковых равнинах Юго-Западного Туркменистана, и, по-видимому, самая южная граница ареала климакоптеры аральской проходит по окрестностям оз. Делили. Ареал северотуранско-западнокопетдагский.

Cleome quinquenervia DC. — В Северо-Западном Копетдаге встречается очень редко на мелкоземисто-щебнистых склонах, на юго-западных предгорьях хр. Малый Балхан, в урочище «Карьер» и прежде всего связано с фриганоидными открытыми сообществами полынно-солянковой растительности, а также шибляка. Ареал восточно-средиземноморский.

Новый вид для флоры Западно-Копетдагского флористического округа

Halothamnus acutifolius (Moq.) Botsch. — Найден в восточной части исследуемого района, на мелкоземисто-лёссовых склонах в урочище Ходжакала, где принимает непосредственное участие в сложении полынно-солянковых ценозов. Ареал восточно-средиземноморский.

Новые виды для флоры Северо-Западного Копетдага

Clematis orientalis L. — В тугайных группировках в урочище Терсакан, ареал восточно-средиземноморский.

Pistacia vera L. — На выходах пестроцветных глин в урочище Терсакан, ареал иранский. Здесь насчитывается всего 3 деревца. Местонахождение фисташки в урочище Терсакан представляет крайне западную точку распространения вида в пределах Средней Азии.

Tamarix arceuthoides Bunge. — В урочище Терсакан, ареал туранско-центральноазиатский.

Valerianella muricata (Stev. ex Bieb.) J. W. Loud. — В урочище Кизыларват, ареал южноевропейско-восточносредиземноморский.

V. lipskyi Lincz. — В урочище Кизыларват, ареал восточно-средиземноморский.

V. platycarpa Trautv. — В урочище Кизыларват, ареал восточно-средиземноморский.

Taraxacum lipskyi Schischk. — В урочище Терсакан, ареал западно-копетдагский.

T. monochlamydeum Hand.-Mazz. — В урочище Терсакан, ареал восточно-средиземноморский.

Таким образом, список флоры Северо-Западного Копетдага пополнился еще 13 видами, из которых 6 имеют восточно-средиземноморский тип ареала.

Гербарные образцы новинок флоры Северо-Западного Копетдага хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 30 X 1986.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (47+57)

ДМИТРИЙ ИВАНОВИЧ СОСНОВСКИЙ (1886—1952)

(К 100-летию со дня рождения)

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. DMITRY IVANOVICH SOSNOVSKY (1886—1952) (IN CONNECTION WITH THE CENTENARY FROM HIS BIRTH)

В обширной плеяде советских ботаников первой половины нашего столетия одной из самых ярких является фигура Д. И. Сосновского — флориста, ботаникогеографа, систематика. С его именем в первую очередь связываются исследования флоры Кавказа, хотя значение многих его работ безусловно выходит за рамки региональных флор, какими бы интересными они не были. Вообще, примечателен тот факт, что именно флоры южных и восточных окраин нашей огромной страны сыграли чрезвычайно важную роль в становлении советской ботаники. Так, имя В. Л. Комарова навсегда связано с флорой Дальнего Востока; Средняя Азия выдвинула целую группу одаренных ботаников, вписавших яркие страницы в историю советской ботаники. И все же, может быть, именно флора Кавказа дала наиболее заметное созвездие исследователей флоры и растительности этого региона, не только положивших начало планомерному их изучению, но и создавших блестящие национальные ботанические школы во всех трех республиках Закавказья. И если история ботанического изучения Кавказа до конца прошлого столетия хорошо (но иногда слишком субъективно) изложена в известной работе В. И. Липского (Введение во «Флору Кавказа». СПб., 1899), то следующие страницы этой истории, к сожалению, в литературе еще не получили освещения. Укажем, что в них имя Д. И. Сосновского должно быть поставлено в первом ряду вместе с именами Н. И. Кузнецова, Н. А. Буша и А. А. Гроссгейма.

Д. И. Сосновский родился 19 VI 1886 г. в г. Александрополе (ныне г. Ленинакан АрмССР) в семье артиллерийского полковника И. А. Сосновского. Завершив в 1904 г. среднее образование в Тифлисе (ныне Тбилиси), Д. И. в том же году поступил на естественное отделение физико-математического факультета Новороссийского университета в г. Одессе (напомним, что Новороссией звалась тогда южная часть Украины — в основном нынешние Одесская и Херсонская области). Закончив в 1909 г. университет с дипломом первой степени по специальности ботаника, Д. И., вернувшись в Тифлис, тогда же начал работать в Тифлисском ботаническом саду в должности хранителя гербария. С тех пор и по день своей кончины Д. И. не расставался с этим старейшим ботаническим учреждением. Его карьера ботаника была тем не менее достаточно насыщена событиями. В 1911 г. Д. И. становится ботаником-флористом Сада, а в 1914 г. организует в Саду отдел флоры сопредельных с Кавказом стран, в связи с чем совершает ряд поездок в районы Ирана и Турции (к сожалению, эти его работы так и остались неопубликованными). В 1918 г. Д. И. был назначен старшим ботаником Сада, а в 1923 — заместителем директора. В 1933 г. Д. И. переходит на должность заместителя директора только что созданного Института ботаники Грузинского филиала АН СССР, когда директором института числился Н. А. Буш, выполнявший эти функции во время своих наездов в Тбилиси. В 1935 г. Д. И. взял на себя все руководство институтом в качестве его директора, а в 1937 г. оставил по собственному желанию этот пост, возглавив отдел систематики и географии растений, заведующим которым он и был до конца своих дней.

Институт ботаники АН ГССР — ныне одно из крупнейших ботанических учреждений СССР — за полстолетие его существования возглавлял ряд выдающихся деятелей грузинской ботаники, но надо отметить, что самый тяжелый период становления нового ботанического учреждения (Ботанический сад остался вне института со своей дирекцией и своим штатом) прошел под компетентным, энергичным и деятельным руководством Д. И. Организаторская деятельность Д. И. не ограничивалась только Грузией. В 1936 г. был организован Ботанический сад Армянского филиала АН СССР, и опять-таки функции директора этого нового ботанического учреждения были возложены на Д. И. Сосновского, который пробыл на этом посту целый год. С 1938 г. Д. И. взял на себя менее хлопотные обязанности научного консультанта Сада (впоследствии преобразованного в Институт ботаники АН АрмССР) и исполнял их также до 1952 г.

Необычайно значима роль Д. И. в развитии высшего образования в Грузии. В 1909 г. в Тифлисе открылось первое в Закавказье высшее учебное заведение — Частные высшие женские курсы. В 1918 г. Женские курсы были преобразованы в Закавказский частный университет, закрытый в 1920 г. в связи с открытием в Тифлисе Государственного университета и Тифлисского политехнического института, где был создан сельскохозяйственный факультет. В последовавшем калейдоскопе различных высших учебных заведений различных наименований Д. И. продолжал неукоснительно читать весь комплекс ботанических дисциплин — от общих курсов ботаники и физиологии растений до систематики и географии растений. Совершенно блестящий лектор, именно его чтению ботаники обязано то «цветение талантов» в области многих разделов науки о растениях, которое отмечалось в Закавказье еще в довоенные годы и которое продолжается ныне уже в трудах учеников его воспитанников.

Научное наследие Д. И. велико — около 160 публикаций. К сожалению, полный список трудов Д. И. до сих пор нигде опубликован не был, поэтому мы и приводим его здесь.

Отметим основные особенности научного творчества Д. И. Сосновского. В отличие от своего друга и коллеги А. А. Гроссгейма Д. И. не тяготел к крупным полотнам, написанным единолично. Значительную часть его творческого наследия составляют ботанико-географические работы, написанные блестящим языком и до сих пор не потерявшие своего значения. Работы эти охватывают не только флору и растительность советского Закавказья, но и те районы Передней Азии, которые ныне находятся на территории Турции. Среди этих исследований отмечу небольшую заметку, подписанную четырьмя авторами (А. А. Гроссгейм, М. Ф. Сахокия, Д. И. Сосновский и А. Л. Тахтаджян), — «Опыт построения классификационной схемы растительного покрова Кавказа», опубликованную в 1945 г. в 3-м томе «Докладов АН АрмССР», и составления которой я был свидетелем. Хорошо помню, в каких блестящих спорах создавалась эта «классификационная схема» и какое впечатление таланта и эрудиции оставила эта живая дискуссия, действительно оправдывающая старую поговорку о том, что именно из столкновения мнений рождается истина.

Образцом глубокого критического анализа и интуиции исследователя являются его работы (часто монографического характера) по отдельным сложнейшим группам кавказской флоры, в основном относящиеся к семейству Сложноцветных — любимому объекту систематических исследований Д. И. с первых его шагов систематика. Эти работы, помимо своего прямого значения для познания флоры нашей страны, еще долго будут служить примером тонкого, поистине ювелирного подхода к иногда чрезвычайно сложным проблемам таксономии.

Не менее значима роль Д. И. в создании капитальной сводки «Флора Грузии». Являясь не только организатором, но и автором многих разделов этого труда (в сумме им написано для этого издания более 50 печатных листов оригинальных обработок), Д. И. довел до конца все 8 томов первой в нашей стране республиканской флоры, причем следует отметить, что последние тома этой сводки опережали выход соответствующих томов «Флоры СССР».

Д. И. был одним из первых натуралистов нашей страны, энергично пропагандирующих вопросы охраны природы, — первая его статья об охране небольшой популяции эльдарской сосны в бассейне р. Иоры появилась в 1910 г. Вопрос о создании ныне существующего Лагодехского заповедника был поднят им в 1912 г. И к этим вопросам он возвращался неоднократно в течение всей своей жизни.

Но нельзя закончить эту краткую заметку, не сказав хотя бы несколько слов о Д. И. не только как о большом ученом, но и о замечательном человеке. Необычайная одаренность его была заметна во всем — в обаянии, чувстве юмора, великолепном знании европейских языков (в том числе и мертвого — латыни), огромной эрудиции, причем далеко не только в области ботаники — искусство, литература, театр всегда его интересовали, недаром в юности он был широкоизвестным любителем театра — режиссером и актером, а в годы революции некоторое время даже выступал на профессиональной сцене. Прекрасно поставленный голос, блестящее остроумие делали его не только замечательным докладчиком и превосходным лектором, но и великолепным собеседником, встречи с которым всегда доставляли огромное наслаждение.

Д. И. имел все соответствующие его квалификации степени и звания. В 1936 г. Президиум АН СССР присудил ему степень доктора биологических наук без защиты диссертации, а за 2 года до этого Комитет по делам высшей школы СССР утвердил его в звании профессора, полученного им еще в 1923 г. Верховный Совет ГССР в 1941 г. присвоил ему звание заслуженного деятеля науки. Грузинская академия наук в 1944 г. избрала его своим членом-корреспондентом, а в 1950 — действительным членом. Был он также кавалером ордена Ленина и ордена «Знак Почета». В 1950 г. Всесоюзное ботаническое общество избрало Д. И. своим почетным членом.

Д. И. был, как это естественно, «энглерианцем», переписывался с А. Энглером и даже собирался писать некоторые главы, посвященные отдельным родам сложноцветных для «Die natürlichen Pflanzenfamilien». Некоторые из его учеников, А. Л. Тахтаджян в первую очередь, были уже тогда яростными «раналиевистами». Но нас всегда поражало, с каким вниманием, как осторожно и с каким любопытством Д. И. относился к этим, тогда безусловно еретическим, новациям. Эта великолепная широта взглядов нас и восхищала, и трогала.

Популярность Д. И. среди многочисленных его учеников, слушателей его лекций, просто людей, интересующихся природой родного края, была огромна. Еще при жизни он был человеком-легендой. Ныне, спустя треть столетия со дня его смерти, осталось очень мало людей, лично знавших Д. И., хранящих о нем память. В Ленинграде нас, его учеников, осталось двое: А. Л. Тахтаджян и автор этой заметки. Немногим больше их в Тбилиси, в Ереване. Но, думается, память о Д. И. Сосновском жива — и не только в его научных работах, но и в рассказах о нем, воспоминаниях об его уроках, передаваемых одним поколением ботаников другому. И в этом, вероятно, значение и смысл любой яркой жизни.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Д. И. СОСНОВСКОГО.[1]

1908. Предварительная таблица для определения крымско-кавказских видов р. *Daphne* L. — Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та, т. 8, № 2, с. 86—88.

1910. Предварительная таблица для определения видов р. *Ammania* L. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 16, с. 28—31.

Предварительная таблица для определения крымско-кавказских представителей р. *Lythrum* L. — Вестн. Тифл. бот. сада, вып. 16, с. 22—28.

Эльдарская сосна. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 18, с. 24—35.

1911. К флоре Кавказа. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 19, с. 25—28.

Очерк весенней растительности Центральной Мугани. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 19, с. 3—18.

Сем. *Datiscaceae*, *Thymelaeaceae*, *Elaeagnaceae*. — В кн.: Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Материалы для флоры Кавказа. Ч. 3, вып. 9, т. 9, с. 251—302.

---

[1] Составила И. П. Манденова.

Сем. *Moraceae*, *Urticaceae*, *Loranthaceae*, *Santalaceae*, *Aristolochiaceae*, *Polygonaceae*. — В кн.: А. В. Фомин и Ю. Н. Воронов. Определитель растений Кавказа и Крыма. Тифлис, т. 2. № 1, с. 80—112.

Эльдарская сосна. — Изв. Кавк. отд. Рус. геогр. об-ва, т. 21, № 1, с. 1—11.

1912. Лагодехское ущелье как предмет охраны. — Изв. Кавк. отд. Рус. геогр. об-ва, т. 21, № 3, с. 241—247.

1913. К флоре юго-западного Закавказья. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 27, с. 1—16.

Охрана памятников природы на Кавказе. — Зап. Кавк. отд. Рус. геогр. об-ва, кн. 28, вып. 3, с. 1—32.

Список растений, собранных Т. А. Рооп в Карсской области. — Бюл. об-ва любит. природы, № 1, с. 1—12.

1914. Заметки и наблюдения относительно некоторых растений Кавказа. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 32, с. 10—19.

Материалы к вопросу об охране памятников природы на Кавказе. — Изв. Кавк. отд. Рус. геогр. об-ва, т. 22, № 3, с. 240—255.

Новый вид *Scilla* с Кавказа. — Вестн. Тиф. бот. сада, № 33, с. 3—5.

Определитель растений ближайших окрестностей г. Тифлиса. Тифлис, вып. 1. 46 с.

Naturdenkmalschutz in Kaukasus. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 37, с. 29—60.

1915. Ботанико-географическое исследование в Ольтинском округе Карсской области. — Зап. Кавк. отд. Рус. геогр. об-ва, кн. 28, вып. 5, с. 1—106.

Заметка о некоторых кавказских представителях сем. *Lythraceae*. — Изв. Кавк. музея, т. 8, № 3—4, с. 165—170.

К флоре юго-западного Закавказья, 2. — Вестн. Тифл. бот. сада, т. 11, № 1, с. 1—41.

Обзор кавказских представителей р. *Pyrethrum* (Gaertn.) Boiss. — Тр. Тифл. бот. сада, вып. 17, с. 1—68.

Очерк растительности Верхней Сванетии. — Вестн. Рус. флоры, т. 1, вып. 3, с. 118—144.

Процессы исчезновения лесов в ближайших окрестностях г. Тифлиса. — Изв. Кавк. отд. Рус. геогр. об-ва, т. 23, № 1, с. 37—51.

1916. Материалы к познанию сложноцветных Кавказского края. — Изв. Кавк. музея, т. 10, № 4, с. 289—307.

Тетрадь для определения цветковых растений. Тифлис. 60 с. (Совместно с А. А. Гроссгеймом).

1917. Заметка о *Phaeopappus stevenii*. — Изв. Кавк. музея, т. 10, № 4, с. 337—338.

К вопросу о распространении в Кавказском крае *Orchis satyridies*. — Изв. Кавк. музея, т. 10, № 4, с. 338—339.

Сем. *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Onagraceae*, *Hydrocaryaceae*, *Halorrhagidaceae*, *Hippuridaceae*. — В кн.: Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Материалы для флоры Кавказа, т. 33, № 9.

1918. Некоторые дополнения к флоре ближайших окрестностей Тифлиса. — Изв. Кавк. музея, т. 11, № 4, с. 149—156.

1919. О новом виде р. *Peplis* из Талыша. — Вестн. Тифл. бот. сада, т. 13, № 1—2, с. 3—7.

1920. Некоторые дополнения к познанию сложноцветных кавказской флоры. — Вестн. Тифл. бот. сада, № 49, с. 31—41.

Определитель растений окрестностей Тифлиса. Тифлис. Изд-во естеств.-научн. и сельхоз. лит. 311 с. (Совместно с А. А. Гроссгеймом).

1923. Новые и критические формы кавказской флоры. — Вестн. Тифл. бот. сада. Сер. II, № 1, с. 73—82.

Описание некоторых новых сложноцветных из Передней Азии. — Журн. Рус. бот. об-ва, № 6, с. 146—147.

1924. К вопросу методики преподавания ботаники в ЗКУ. Закунтовец. 10 с.

1925. Ближайшие задачи ботанического исследования Кавказа в связи с преподаванием ботаники в ВУЗах. — Изв. Тифл. гос. политехн. ин-та, № 1, с. 1—17.

Перспективы ампелографических исследований виноградных лоз Грузии. — Зап. научн.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, № 4, с. 111—122.

Флора Тифлиса. Ч. I. Тифлис. 156 с. (Совместно с А. А. Гроссгеймом и Б. К. Шишкиным).

1926. К систематике васильков Передней Азии. — Вестн. Тифл. бот. сада. Сер. II, № 2, с. 71—97.

Обзор кавказских представителей рода *Jurinea* Cass. — Журн. Рус. бот. об-ва, т. 11, № 1—2, с. 101—203.

1927. Материалы к монографии кавказских представителей р. *Anthemis* L. — Вестн. Тифл. бот. сада. Сер. II, № 3, с. 149—178.

1928. Критический обзор р. *Psephellus* Cass. — Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Гос. Рус. бот. об-ва, с. 128.

Материалы к изучению строения цветка виноградной лозы. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 18, вып. 4, с. 91—118. (Совместно с Л. С. Мирималовой).

Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края. — Изв. Тифл. гос. политехн. ин-та, № 3, с. 1—60. (Совместно с А. А. Гроссгеймом).

Основы ботанической географии. — Изв. Тифл. гос. политехн. ин-та. 138 с.

Растительность Грузии (геоботанические районы). — Бюро по изуч. ест. и производ. сил Грузии. 198 с. (Совместно с А. А. Гроссгеймом и Н. А. Троицким, на груз. яз.).

Современное состояние и ближайшее будущее эльдарской сосны. — Изв. Аз. гос. ун-та. Отдел Естествознание и медицина, № 7, с. 7—21.

1929. Ампелографические работы в Грузии. — Тр. Всесоюз. съезда по ген. и сел., № 3, с. 529—538.

Местная дикая флора в производственном отношении. — Тр. I Всесоюз. конф. по субтроп. культурам. Тифлис, № 1, с. 11—20.

О некоторых новых и критических сложноцветных Кавказского края и сопредельных с ним стран. — Журн. Рус. бот. об-ва, т. 14, № 1, с. 79—91.

1930. Гибрид персика с миндалем. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 24, № 2, с. 189—203.

О двух секциях р. *Centaurea* L. s. str. — Вестн. Тифл. бот. сада, н. с., № 5—6, с. 21—33.

Опыт классификации растительных формаций Грузии. — Закавк. краевед. сб. Сер. А, Естествознание. Тифлис, № 1, с. 1—19.

1933. Заметки о некоторых новых и интересных растениях Кавказа. — Тр. Аз. отд. Закавк. фил. АН СССР, т. 1, с. 40—48.

К вопросу о флористическом характере Джавахетии. — В кн.: Джавахетия. Тифлис: Изд-во Закавк. фил. АН СССР, с. 229—235.

1934. К познанию форм дикорастущей черешни в Закавказье. — Тр. Тифл. бот. ин-та, т. 1, с. 49—75. (Совместно с И. В. Дылевской).

Таблица для определения р. *Psephellus* Cass. emend D. Sosn. — В кн.: Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, № 4, с. 198—204.

1936. Новый вид *Sternbergia* из Азербайджана. — Тр. Бот. ин-та Аз. фил. АН СССР, № 2, с. 269—270.

Реликтовые березы Кавказа. — Тр. Тифл. бот. ин-та, т. 1, с. 31—48.

1937. К познанию каучуконосных скорцонер Закавказья. — Тр. Тбил. бот. ин-та, № 2, с. 215—226.

Флористические заметки. — Тр. Тбил. бот. ин-та, № 2, с. 227—232.

1938. Два новых вида растений из Закавказья. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, № 2, с. 3—5.

К ботаническому изучению солодки *Glycyrrhiza glabra* L. в АзССР. — Тр. Хим. и бот. ин-та Аз. фил. АН СССР, т. 2 (5), № 47, с. 49—77.

Лагодехский заповедник. — В кн.: Заповедники Грузии. Тбилиси. 110 с.

1939. Критические заметки о некоторых грузинских видах р. *Aristolochia*. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, № 6, с. 6—16.

Некоторые особенности флоры Месхетии. — Сессия Груз. фил. АН СССР 27—30 сентября 1939 г. Порядок дня и тезисы к докладу. Тбилиси, с. 60—62.

1940. Критические заметки по дубам Кавказа. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, № 9, с. 28—37.

Некоторые новинки кавказской флоры. — Сообщ. АН ГССР, т. 2, № 7, с. 649—656.

О некоторых новых формах *Iris camillae* Grossh. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, № 11, с. 9—11.

Таблица для определения крупных групп флоры Грузии.

Таблица для определения *Embryophyta asiphonogama.* Сем. *Hymenophyllaceae*, *Polypodiaceae*, *Osmundaceae*, *Salviniaceae*, *Marsileaceae*, *Ophioglossaceae*, *Equisetaceae*, *Lycopodiaceae*, *Selaginaceae*. — В кн.: Флора Грузии. Т. 1. Тбилиси. (На груз. яз.).

Таблица для определения *Embryophyta siphonogama.* Сем. *Taxaceae*, *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Ephedraceae*.

Таблица для определения *Monocotyledones* (с. 1—67). Роды *Stipa* (150—154), *Bromus* (293—303), *Agropyrum* (308—318). — В кн.: Флора Грузии. Т. 1. Тбилиси. (На груз. яз.).

Таблица для определения сем. *Liliaceae* (445—450). Роды *Gagea*, *Allium* (459—486), *Ornithogalum* (500—503), *Asparagus* (514—517).

Таблица для определения сем. *Orchidaceae* (545—548). Роды *Traunsteinera* (561—562), *Orchis* (563—575), *Ophrys* (577—578). — В кн.: Флора Грузии. Т. 2. Тбилиси. (На груз. яз.).

1942. Материалы к изучению шиповников Закавказья. — Сообщ. АН ГССР, т. 3, № 7, с. 683—690.

Материалы к изучению шиповников Закавказья. — Изв. Арм. фил. АН СССР, № 8 (22), с. 63—70.

1943. Опыты хронологизации основных фитоценозов Восточной Грузии. — Сообщ. АН ГССР, т. 4, № 2, с. 161—168.

Оригиналы и аутентики представителей флоры Кавказа. — Вестн. Гос. музея Грузии, т. 12 А, с. 203—235.

Таблица для определения кавказских шиповников. — Изв. Аз. фил. АН СССР, № 3, с. 58—67.

1944. Родологические заметки. — Изв. Аз. фил. АН СССР, № 10, с. 22—29.

1945. Кавказские астрагалы из секции *Ornithopodium*. — Докл. АН АрмССР, т. 3, № 2, с. 55—57.

О новом виде рода *Pyrethrum* из Южного Закавказья. — Докл. АН АрмССР, т. 2, № 4, с. 119—122.

Опыт построения классификационной схемы растительного покрова Кавказа. — Докл. АН АрмССР, т. 3, № 2, с. 3—67. (Совместно с А. А. Гроссгеймом, М. Ф. Сахокия и А. Л. Тахтаджяном).

Ревизия кавказских представителей *Centaurineae*. II. О новом роде *Grossheimia* Sosn. et Takht. — Докл. АН АрмССР, т. 3, № 1, с. 21—25. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Сем. *Thymelaeaceae*, *Elaeagnaceae*, *Lythraceae*, *Punicaceae*, *Halorrhagidaceae*, *Vitaceae*, *Onagraceae*. Сем. *Compositae* (*Heliantheae*, *Anthemideae*, *Senecioneae*, *Eupatorieae*, *Astereae*, *Arctioideae*, *Cichorieae*). — В кн.: Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Определитель растений окрестностей Еревана. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 993 с.

1946. Мегрельская тимофеевка. — Тр. Тбил. бот. ин-та, т. 9, с. 155—168. (Совместно с Ш. Г. Нахуцришвили, на груз. яз.).

Обзор кавказских видов р. *Oxytropis* DC. — Изв. АН АрмССР, т. 5, с. 35—49.

1947. Дикорастущая виноградная лоза Памбакского ущелья. — Ин-т виноделия и виноградарства АН АрмССР. Сер. науч. работ, № 18, с. 3—31.

Новый вид р. *Stellera* из Армении. — Докл. АН АрмССР, т. 7, № 3, с. 137—140.

О некоторых кавказских сложноцветных. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, № 13, с. 61—64.

Основные формы растительного покрова Кавказа в их географическом размещении. — Сов. бот., т. 15, № 6, с. 318—328.

Таблица для определения семейств *Angiospermae* (7—32). Сем. *Salicaceae* (1—21), *Aristolochiaceae* (82—87), р. *Rumex* (89—106). — В кн.: Флора Грузии. Т. 3. Тбилиси.

1948. Академик Александр Альфонсович Гроссгейм. — Бот. журн., т. 33, № 3, с. 379—383.

Два новых кавказских вида рода *Podospermum* DC. — Докл. АН АзССР, т. 4, № 5, с. 211—212.

Критические заметки о некоторых астрагалах Кавказа и прилегающих стран. — Тр. Тбил. бот. ин-та, т. 12, с. 229—242.

Новый вид дуба из Предкавказья. — Докл. АН АзССР. т. 4, № 9, с. 389—390.

Обзор представителей рода *Psephellus* (Cass.) D. Sosn. emend. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 14, с. 4—22.

Сем. *Ceratophyllaceae* (3—4), *Ribesiaceae* (393—397), характеристика сем. *Saxifragaceae* и таблица для определения родов (375—376). — В кн.: Флора Грузии. Т. 4. Тбилиси. (На груз. яз.).

Сем. *Vitaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 674—710.

1949. Заметка о некоторых новых и критических ромашниках Кавказа. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 15, с. 2—7.

Несколько новых критических видов кавказской флоры. — Бот. журн., т. 34, № 3, с. 285—289. (Совместно с И. П. Манденовой).

О нескольких новых видах и формах армянской флоры. — Тр. Бот. сада АН АрмССР, т. 2, № 5, с. 5—10.

Сем. *Rosaceae* (327—523), таблица для определения родов сем. *Leguminosae* (1—7); р. *Oxytropis* (222—227), р. *Astragalus* (253—270), р. *Onobrychis* (156—222). (Совместно с И. П. Манденовой). — В кн.: Флора Грузии. Т. 5. Тбилиси. (На груз. яз.).

1950. Сем. *Datiscaceae*, *Thymelaeaceae*, *Elaeagnaceae*, *Lythraceae* (290—307), сем. *Onagraceae*, *Hydrocaryaceae*, *Halorrhagidaceae*, *Hippuridaceae* (309—335). — В кн.: Флора Грузии. Т. 6. Тбилиси. (На груз. яз.).

1951. Заметка о некоторых губоцветных Кавказа. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 16, с. 7—11.

Основные закономерности распространения ведущих флористических элементов в области Аджаро-Имеретинского хребта. — Науч. сессия отделения с.-х. наук АН ГССР: План работы и тезисы. Тбилиси, с. 5—6.

Роды *Anthemis* (302—317), *Diotis* (332), *Leucanthemum* (347), *Grossheimia* (529—531), *Eremopappus* (529), *Psephellus*, *Aetheopappus* (534—553), *Centaurea* (557—592). (Совместно с И. П. Манденовой и С. Я. Тер-Хачатуровой). — В кн.: Флора Грузии. Т. 8. Тбилиси. (На груз. яз.).

Роды *Nepeta* (289—305). (Совместно с О. А. Капеллер); *Lamium* (321—326). *Salvia* (365—381). *Origanum*, *Thymus*, *Mentha* (419—445). Сем. *Orobanchaceae* (634—664). — В кн.: Флора Грузии. Т. 7. Тбилиси. (На груз. яз.).

1953. О новом виде манжетки из Закавказья. — Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР, т. 15, с. 90—91.

Предварительные результаты ревизии рода *Aetheopappus* Cass. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 17, с. 3—16.

1959. Новые виды рода *Centaurea* L. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 21, с. 56—61.

1963. Забытая страничка из истории геоботанического изучения Кавказа. — Зам. по систем. и геогр. раст. Тбил. бот. ин-та, вып. 23, с. 7—13.

Роды *Grossheimia* (332—334), *Aetheopappus* (353—356), *Centaurea*, подрод *Psephellus* (420—440). — В кн.: Флора СССР. Т. 28. М.; Л.: Изд-во АН СССР.

А. А. Яценко-Хмелевский.

Ленинградская лесотехническая академия.

Получено 7 V 1986.

УДК 92 : 58 (47+57)

КАДЫР ЗАКИРОВИЧ ЗАКИРОВ

(К 80-летию со дня рождения)

I. P. VASSILCHENKO, U. P. PRATOV, R. S. VERNIK.
KADIR ZAKIROVICH ZAKIROV (IN CONNECTION WITH 80 YEARS FROM HIS BIRTH)

Научная общественность отмечает юбилей — 80-летие со дня рождения и 60-летие научно-педагогической и общественной деятельности заслуженного деятеля науки УзССР, лауреата Государственной премии им. Беруни, действительного члена Академии наук УзССР Кадыра Закировича Закирова.

Кадыр Закирович — ботаник широкого профиля, большой знаток флоры и растительности Средней Азии. Он видный организатор науки, воспитатель многочисленных кадров ботаников. Им разработаны узбекская научная ботаническая терминология, принципы высотной поясности, совместно с П. К. Закировым — типология растительности земного шара. Он организатор комплексного изучения и использования растительных и земельных ресурсов Средней Азии.

Жизненный путь К. З., полный труда и беззаветного служения своему народу, типичен для советского ученого. Он родился 25 июля 1906 г. в семье кустаря в селении Джалалабад (КиргССР) бывшего Андижанского уезда Ферганской области. В 1920 г. вступил в комсомол, и с этого времени его интересы полностью слились с интересами коммунистической партии, верным сыном которой он по праву считает себя. В период, когда контрреволюционные элементы вели подрыв завоеваний революции, К.З. принимал активное участие в установлении и укреплении Советской власти в Средней Азии.

Интерес к ботанике, определивший весь научный путь К. З., проявился рано — в период его учебы в Узбекской педагогической академии им. А. И. Икрамова (ныне Самаркандский государственный университет им. А. Навои). После окончания в 1932 г. естественно-математического факультета К. З. был оставлен при Академии сначала ассистентом, а затем аспирантом на кафедре ботаники. С этого времени началась его педагогическая деятельность. К. З. — один из первых ботаников-узбеков — приступил к изучению растительного покрова своей родины.

Под руководством прекрасного натуралиста Н. А. Меркуловича Кадыр Закирович участвует в экспедиции по поиску крахмалоносных растений и определению запасов мускатного шалфея. В результате этих исследований, предпринятых первоначально по заказу Франции, у нас было организовано производство шалфейного масла. С самой первой работы и до настоящего времени научным исследованиям К. З. присуща народнохозяйственная направленность. По заказу треста «Узбеккаракуль» и Гипрозема он изучал естественные кормовые угодья республики, глубоко вникая в природные закономерности общего и частного порядков.

Исключительная наблюдательность, трудолюбие и увлеченность позволили К. З. стать первоклассным геоботаником, экологом и флористом-систематиком. Под руководством С. А. Невского — известного ботаника-географа и систематика — К. З. в 1937 г. защитил кандидатскую диссертацию, посвященную растительности Нишанской степи.

Дальнейшему формированию научных интересов способствовала его совместная работа в Самаркандском университете с выдающимся ботаником-географом М. Г. Поповым. Много лет К. З. посвятил ботанико-географическому изучению бассейна р. Заравшан — одному из интереснейших естественно-исторических районов Средней Азии. Эта работа была прервана Великой Отечественной войной, когда особое экономическое значение приобрели пастбищные исследования. К. З. возглавил пастбищно-ботанический отряд длительной комплексной экспедиции по изучению и определению возможности значительного увеличения поголовья каракульских овец.

1951 г. становится знаменательным в жизни ученого — осуществляются его основные мечты. Он был принят в ряды КПСС и успешно защитил докторскую диссертацию на тему «Флора и растительность бассейна реки Заравшан». Материалы этой научной работы опубликованы в двухтомной монографии (1955, 1961), всесторонне охватывающей историю и современный растительный мир этого края и отличающейся новым подходом к вопросам научной типологии.

В 1952 г. К. З. избран членом-корреспондентом и назначен директором Института ботаники АН УзССР. Здесь в 1956 г. он создает лабораторию, а впоследствии — отдел растительных ресурсов, выросший в крупный научный центр, способствующий развитию производительных сил УзССР, который он возглавляет по сей день.

В 1956 г. К. З. избирают действительным членом АН УзССР, а в следующем году — президентом Узбекской академии сельскохозяйственных наук.

К. З. Закиров — инициатор издания и главный редактор четырехтомной монографии «Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования». Он входит в число основных авторов шеститомной «Флоры Узбекистана» и десятитомного «Определителя растений Средней Азии». Как флорист-систематик К. З. известен по обработке для «Флоры Узбекской ССР» семейств бурачниковых, гречишных, маковых, осоковых и др. Им выявлено и описано около 60 новых для науки видов растений; 4 новых вида названы его именем. Идеи о единстве растительности и других элементов ландшафта оформились в новые принципы типологии и высотной зональности на эколого-географической основе, разработанные совместно с П. К. Закировым (1969, 1978).

С годами не убавились энергия и трудоспособность юбиляра. Вместе со своими сотрудниками и учениками он широко применяет в исследованиях метод экспериментальной систематики. Стремясь к решению важнейшей народнохозяйственной задачи интенсификации земледелия, они приступили к разработке научных основ комплексного использования растительных и земельных ресурсов. В данное время под руководством К. З. проходит научно-производственное испытание метода ботанической мелиорации засоленных земель, что особенно актуально с точки зрения ускорения научно-технического прогресса в сельском хозяйстве.

Научная деятельность К. З. всегда сочеталась с педагогической работой: он преподавал в УзВСХКШ (Высшая коммунистическая с.-х. школа), являясь доцентом и заведующим кафедрой ботаники, организованной им же. Много лет работал в Самаркандском государственном университете (заведующий кафедрой ботаники и ректор), в Ферганском пединституте (ректор), в Ташкентском пединституте (возглавлял кафедру ботаники), читал лекции в Среднеазиатском (ныне Ташкентском) университете.

Он автор учебных пособий и программ по ботанике, подготовил значительное число научных работников для Узбекистана и других среднеазиатских республик (5 докторов и десятки кандидатов биологических наук).

К. З. Закиров — автор 150 научных и свыше 200 научно-популярных публикаций, в том числе 10 монографий. В них изложены его основные концепции: о происхождении и истории развития флоры и растительности Средней Азии на примере ранговой и нагорно-ксерофитной растительности, гипотеза реконструкции палеоклимата по ритмам развития некоторых современных формаций (1955), принципы становления высотной поясности (1947, 1955), принципы глобальной классификации растительности на примере Средней Азии, свод узбекской научной ботанической терминологии (1973). В серии научно-популярных брошюр и статей он рассказывает о растительности и растительном богатстве родного края, учит бережному, любовному отношению к природе.

За свою многогранную и плодотворную деятельность К. З. дважды награжден орденом Трудового Красного Знамени (1954, 1957), медалями, Почетными грамотами Президиума Верховного Совета УзССР и наградным знаком «Отличник народного просвещения» Наркомпроса УзССР.

Наряду с широкой научной и педагогической деятельностью К. З. ведет разнообразную общественную работу. Он является заместителем председателя Среднеазиатской секции по растительным ресурсам Научного совета при Президиуме АН СССР, председателем республиканского Научного совета «Биологические основы использования, преобразования и охраны растительного мира», заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук АН УзССР. В течение многих лет К. З. — заместитель главного редактора Узбекского биологического журнала, член РИСО АН УзССР и ВБО, член Научного совета по проблемам гор Средней Азии и Казахстана, член республиканского комитета МАВ. Одновременно К. З. состоял членом Главной редакционной коллегии Узбекской Советской Энциклопедии и председателем ее секции по ботанике.

Он избирался членом Самаркандского, Ташкентского и Ферганского обкомов ЦК Узбекистана, был депутатом областных Советов. В 1959—1963 гг. К. З. Закиров был депутатом Верховного Совета УзСССР и членом его Президиума, в 1960—1962 гг. — членом ЦК КП Узбекистана. У К. З. по-прежнему велика увлеченность наукой. Он пришел к своей юбилейной дате полный творческих сил и замыслов. Кадыр Закирович — человек высокой культуры. Его отличает внимательное и отзывчивое отношение к каждому человеку, независимо от рангов и званий. Он близко к сердцу принимает все политические и общественные события нашей страны. Характерно, что он один из первых внес крупную денежную сумму в помощь пострадавшим чернобыльцам.

Пожелаем юбиляру долгих лет жизни, здоровья и новых научных свершений.

И. П. Васильченко, У. П. Пратов, Р. С. Верник.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 25 VIII 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.263

Н. А. Мошкова, М. М. Голлербах. Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые (1). Порядок Улотриксовые. *Chlorophyta: Ulotrichophyceae, Ulotrichales* (1). Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). — Л.: Наука, 1986. 360 с. Т. 1000 экз. Ц. 1 р. 70 к.

A. M. MATVIENKO, *N. A. MOSHKOVA, M. M. HOLLERBACH.*
GREEN ALGAE. CLASS *ULOTRICHOPHYCEAE. ULOTRICHALES* ORDER (1).
CHLOROPHYTA: *ULOTRICHOPHYCEAE*, *ULOTRICHALES* (1). MANUAL
OF FRESHWATER ALGAE OF THE USSR. VOL. 10 (1). 1986

Рецензируемая книга является очередным выпуском 14-томной серии «Определителя пресноводных водорослей СССР», посвященным порядку улотриксовых (*Ulotrichales*) класса улотриксовых (*Ulotrichophyceae*) отдела зеленых водорослей (*Chlorophyta*). Этот порядок представляет собой обширную и широко распространенную в прибрежной зоне водоемов группу гидробионтов. Здесь они принимают активное участие в процессах самоочищения вод, улучшают газовый и солевой режимы водоемов, повышают их кормность, а в почвах — плодородие. Этим, вероятно, не исчерпывается их роль в водоемах и почвах, так как практическое значение этих водорослей еще не полностью выяснено, на что справедливо указывают авторы «Определителя» (с. 10). Следовательно, изучение улотриксовых представляет не только научный интерес, но имеет и практическое значение.

До выхода в свет рецензируемой книги альгологи, гидробиологи, сотрудники санитарно-биологических учреждений и рыбного хозяйства были вынуждены пользоваться давно устаревшим определителем Н. Н. Воронихина и Е. В. Шляпиной (1949). Лишь в 1979 г. Н. А. Мошковой был опубликован на украинском языке VI выпуск «Определителя пресноводных водорослей Украинской ССР», включающий улотриксовые водоросли. Он облегчил работу альгологов по дальнейшему изучению улотриксовых Советского Союза, но его использование оказалось ограниченным ввиду малого тиража (500 экз.) и языковых затруднений. Вот почему выход в свет рецензируемого выпуска «Определителя» является ценным для специалистов в данной области науки.

Класс *Ulotrichophyceae* объединяет в своем составе большое число видов, характеризующихся значительным морфологическим разнообразием. Громадное большинство из них с нитчатой (трихальной) и разнонитчатой (гетеротрихальной), реже с пластинчатой структурами тела, имеются представители с пальмеллоидной и коккоидной структурами (Голлербах, Полянский, 1951). Почти все улотриксовые характеризуются многоклеточным типом таллома, хотя известно несколько спорных видов, таллом которых можно охарактеризовать как одноклеточный, ценобиальный или колониальный. Большое разнообразие морфологических структур и типов таллома в пределах одного класса — явление редкое, оно обычно присуще таксонам более высокого ранга (отдела), да и то не во всех группах водорослей. Такое разнообразие видового состава рассматриваемого класса явилось основанием для разделения его на 3 порядка: *Ulotrichales*, *Microsporales* и *Oedogoniales*. Порядку собственно улотриксовых и посвящена рецензируемая первая часть 10-го выпуска «Определителя». Вторая часть будет посвящена остальным двум порядкам.

По принятому плану построения данной серии книга разбита на две неравные части: небольшую общую и весьма объемную специальную.

Общая часть (с. 7—23) состоит из четырех небольших разделов. Первый из них (с. 7—12) посвящен характеристике улотриксовых. В нем говорится об основных признаках, происхождении и родственных связях, распространении, практическом значении, способах сбора и изучения улотриксовых водорослей. Несмотря на краткость изложения приведенных данных, читатель сможет получить полное представление об этой сложной, теоретически интересной и практически важной группе водорослей. Однако многолетний опыт систематика и флориста позволяет рецензенту выразить сожаление о том, что в способах сбора и изучения не дана рекомендация выявлять улотриксовые, относящиеся к нейстону. Упоминание о встречаемости подобных форм в пленке поверхностного натяжения значится лишь в примечании к роду *Stichococcus* Näg. (с. 81). Между тем в препарате, приготовленном путем наложения покровного стекла на поверхность водной пробы живого, недавно собранного материала, изобилуют стадии развития и даже взрослые особи многих видов водорослей, в том числе и улотриксовых, что позволяет легко и быстро проследить цикл развития того или иного вида.

Второй раздел общей части (с. 12—20) посвящен морфологии улотриксовых водорослей. Характеризуется строение клетки и многоклеточного таллома, представленного здесь в основном нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой структурами тела. Касаясь биологии улотриксовых, авторы книги на примерах, относящихся к родам или порядкам, сводят разнообразие способов размножения к 3 типам: вегетативному, бесполому и половому. Особо говорится о чередовании генераций, или поколений. Это явление в рецензируемой книге именуется «сменой форм развития» (с. 8, 19 и др.), хотя в новом учебнике «Курс низших растений» (1981) по-прежнему говорится о смене генераций, или поколений (с. 128, 202 и др.). В недавно вышедшем «Словаре ботанических терминов» (1984) «смены форм развития» также нет, а есть «смена генераций» (с. 222), что равнозначно «чередованию поколений» (с. 267).

Третий, небольшой, но очень важный раздел общей части (с. 20—22) посвящен краткому обзору существующих систем и системе, принятой авторами книги. Здесь подчеркивается незавершенность разработки системы класса улотриксовых и его трех порядков, определяются основные признаки порядка и входящих в его состав видов и разновидностей. Приводится принятая авторами система порядка *Ulotrichales* с подразделением его на 4 подпорядка и 12 семейств.

В последнем разделе общей части (с. 22—23) дается список основных систематических сводок по улотриксовым водорослям, всего 16 наименований. Вероятно, в связи с ограниченным объемом издания общая часть книги полностью лишена иллюстраций. К сожалению, нет ссылок здесь и на рисунки, помещенные в специальной части.

Специальная часть (с. 24—343) начинается с характеристики класса *Ulotrichophyceae*, разделенного на три порядка: *Ulotrichales*, *Oedogoniales* и *Microsporales*. Первому, наиболее крупному из них, и посвящена вся специальная часть. Остальные два порядка войдут во вторую часть 10-го выпуска.

Авторы «Определителя» считают (с. 21), что порядок *Ulotrichales* представляет собой весьма четко очерченную систематическую группу, хорошо отличающуюся от остальных групп водорослей. С такой постановкой вопроса нельзя не согласиться. Улотриксовые (в узком смысле), действительно, — большая, морфологически обособленная от других группа водорослей, характеризующаяся определенным комплексом признаков, на основании которых A. Pascher в 1931 г. определил ее как подкласс *Ulotrichinae*, входящий в класс *Ulotrichineae* (вместе с подклассами *Microsporinae* и *Oedogoniinae*). Однако со времени установления этого подкласса его объем и состав во многом изменились: установлены и включены в него новые для науки виды и роды, часть других исключена или, наоборот, перенесена из других классов. Перед авторами стояла сложная задача — все эти изменения отразить в принятой ими системе, в том числе и решить вопрос о включении сюда видов с одноклеточным типом таллома, но размножающихся делением улотриксовидного типа. Эту группу составляют виды, временно образующие при размножении многоклеточный таллом с примитивно-нитчатой структурой тела, — таковы роды *Elakatothrix* Wille, *Raphidonema* Lagerh., *Koliella* Hind. (Hindák, 1963) и некоторые другие, а также род *Fottea* Hind. (Hindák, 1968), единственный вид которого не образует многоклеточный таллом даже временно. Необходимо отметить, что этот последний род включен авторами рецензируемой книги (с. 101) в порядок *Ulotrichales*, но самим автором таксона уже не приводится сейчас ни в пределах порядка *Ulotrichales*, ни в порядке *Chlorococcales* (Hindák, 1978; Hindák, Komárek, 1978).

В свое время крупный знаток протококковых водорослей (ныне *Chlorococcales*) А. А. Коршиков (1953) обратил внимание на эти одноклеточные формы с временной примитивно-нитчатой стадией, выделив их в группу организмов неясного систематического положения (с. 408), но все же оставил их в пределах протококковых (хлорококковых). Соглашаясь с последней точкой зрения и принимая протококковые (хлорококковые) в целом в ранге класса, мы расцениваем эту группу форм как особый порядок *Prototrichales*, своеобразную вершину эволюции коккоидного типа таллома (Матвиенко, 1968). Однако авторы рецензируемой книги не приняли нашей точки зрения, а, согласно ранней обработке улотриксовых F. Hindák (1963), включили почти всю эту группу одноклеточных водорослей в состав порядка улотриксовых, поместив их, однако, в конце семейства *Ulotrichaceae* (с. 79—106), а не в начале его, как это более правильно, с нашей точки зрения, позднее сделал Hindák (1978). Ясно, что эта интересная группа по своим морфологическим особенностям является промежуточным звеном между классами хлорококковых и улотриксовых.

Ключи в «Определителе» построены по гнездовому принципу, что уже само по себе имеет большое положительное значение. Если та или иная ступень ключа, приводящая к определенному таксону, не полностью отражает его морфологические особенности, то авторы в скобках указывают: «частично». В связи с этим, идя последовательно по ключу, к одному и тому же таксону можно подойти несколько раз. Так, например, в ключе для определения родов семейства *Ulotrichaceae* (с. 28—29) к роду *Ulotrix* Kütz. попадаешь 5 раз. Говоря о ключах, следует отметить еще и то, что они снабжены удачно подобранными гнездовыми знаками, не перегружающими текст ключей. Положительным является и то, что все надвидовые таксоны в ключах снабжены ссылкой на страницу, где они приведены в тексте. Названия видовых таксонов в ключах имеют порядковые номера, под которыми они описываются в тексте. Все это вместе взятое облегчает работу с данной книгой и гарантирует более точное определение принадлежности изучаемого организма к тому или иному таксону.

Вопрос о том, включать ли в «Определитель» виды, пока не найденные в СССР, или ограничиться описанием достоверно известных для данной территории, является в настоящее время дискуссионным. Авторы рецензируемого выпуска пошли по первому пути. Так, род *Cloniophora* Tiff. насчитывает 3 вида, не обнаруженных до сих пор в СССР, но помещенных в «Определитель» (с. 187). Из 5 приведенных видов рода *Draparnaldiopsis* Smith et Klyver 4 пока не обнаружены в СССР (с. 207). Из 13 видов рода *Entocladia* Reinke 10 в СССР не обнаружены (с. 218). Рецензент полностью согласен с таким подходом к данному вопросу. Включение в «Определитель» этих видов заставляет работающих с книгой искать их у нас, а не пассивно «подгонять» изучаемый материал к уже известным для территории СССР видам.

Диагнозы родов и видов довольно полные, даны по единому отработанному плану. Названия видовых и родовых таксонов снабжены синонимами, употребляемыми в отечественной литературе. Хорошо и то, что за латинским названием и фамилией автора вида следуют без сокращений русские родовое и видовое названия и ссылка на рисунок и фигуры.

Надо отметить богатство и четкость иллюстративного материала, представленного в виде 195 рисунков, фактически являющихся таблицами с многими (до 20 и более) фигурами, удобно и экономно размещенными в полезном поле страницы. Рисунками снабжены все виды, за исключением двух, описанных без авторских иллюстраций (*Binuclearia zaisanica* Skvortz., с. 79; *Zoddaea viridis* Borzi, с. 242).

Основной текст книги напечатан сравнительно мелким шрифтом, что несколько затрудняет ее использование, однако хорошо подобранные шрифты для заголовков, подзаголовков, латинских и русских названий таксонов разного ранга сглаживают это неудобство. Убористый шрифт значительно сокращает расход бумаги на издание при полном сохранении необходимого объема информации о видовом составе, морфологии, экологии и распространении описанных в книге 392 видов порядка улотриксовых на территории СССР и за его пределами. К сожалению, этот давно ожидаемый выпуск «Определителя» вышел малым тиражом (1000 экз.), без учета запаса на дополнительный спрос в будущем.

Заканчивается книга алфавитным указателем латинских названий (с. 344—357). В нем полностью отражены все принятые синонимы, но, к сожалению, составлен он не по алфавиту родов с относящимися к ним видами (что мы считаем наиболее удобным), а по алфавиту названий.

В основу книги положен цитировавшийся выше выпуск «Определителя улотриксовых Украинской ССР». Его автор — Н. А. Мошкова — является хорошо известным, фактически единственным в нашей стране специалистом по зеленым пресноводным нитчаткам. Однако при сравнении двух изданий видно, что первоначальный текст доработан М. М. Голлербахом как в направлении большей строгости изложения материала, единообразия диагностики, сокращения числа и лучшей компоновки рисунков, так и путем внесения некоторых дополнений. Книга красиво оформлена.

Как и любая большая работа, рецензируемая книга не лишена некоторых мелких, преимущественно технических погрешностей. Так, например, в ключе для определения подсемейств семейства *Chaetophoraceae* (с. 143) имеется путаница с указанием страниц для подсемейств *Leptosiroideae* и *Ulvelloideae*. Опущены авторы семейства *Coleochaetaceae* (с. 316). Обращает на себя внимание частое употребление слова «водоросли» вместо более точного словосочетания «виды водорослей» (с. 14, 15, 20, 89 и др.). В некоторых местах нет четкого разграничения понятий «типы таллома» и «основные ступени морфологической дифференциации тела водоросли». Так, на с. 24 в ключе для определения порядков класса *Ulotrichophyceae* читаем: «I.1. Формы многообразны — от нитевидных до одноклеточных. . .», где «нитевидные» (трихальные) — ступень морфологической дифференциации, а «одноклеточный» — тип таллома. Жаль, что эти понятия в недостаточной степени используются в диагнозах и особенно в ключах. Однако имеющие место незначительные технические погрешности не могут снизить общей очень высокой оценки книги.

Рецензируемый «Определитель» — глубокое по содержанию научное исследование, выполненное на высоком методическом уровне. Он является результатом большого многолетнего труда авторов и представляет собой существенный вклад в отечественную альгологию, в дело подготовки молодых альгологов.

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н., *Шляпина Е. В.* Водоросли. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 357—477. — *Голлербах М. М.*, *Полянский В. И.* Пресноводные водоросли и их изучение. — В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1. М.: Сов. наука, 1951, с. 1—199. — *Коршиков О. А.* Підкласс Протококові (*Protococcineae*). — В кн.: Визначник прісноводных водоростей Української РСР. Вип. 5. Київ: Вид-во АН УРСР, 1953, с. 1—440. — *Курс* низших растений: Учебник для студентов университетов / Под ред. М. В. Горленко. М.: Высш. шк., 1981. 520 с. — *Матвиенко А. М.* О системе протококковых водорослей. — В кн.: Биологическая наука в университетах и педагогических институтах за 50 лет. Материалы межвузовской республиканской конференции. Харьков: Изд-во ХГУ, 1968, с. 16—17. — *Мошкова Н. О. Ulotrichales.* — В кн.: Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 6. Київ: Наук. думка, 1979, с. 1—498.— *Словарь* ботанических терминов / Под ред. И. А. Дудка. — Киев: Наук. думка. 1984. 308 с. — *Hindák F.* Systematik der Gattungen *Koliella* gen. nov. und *Raphidonema* Lagerh. — Nova Hedwigia, 1963, Bd 6, N 4, S. 95—125. — *Hindák F. Fottea cylindrica* gen. et sp. nov., a new member of the ulotrichacean algae. — Preslia (Praha), 1968, vol. 41, p. 337—341. — *Hindák F. Ulotrichales.* — In: Sladkovodné riasy. Bratislava, 1978, s. 568—590. — *Hindák F.*, *Komárek J. Chlorococcales.* Bratislava, 1978, s. 515—568. — *Pascher A.* Systematische Übersicht über die Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches. — Beih. Bot. Zbl., 1931, Bd 48, Abt. 2, S. 317—332.

А. М. Матвиенко.

Харьковский государственный университет.

Получено 11 IX 1986.

УДК 019.941 : 002 : 581.526.33

Бот. журн., т. 72, № 8

Н. И. Пьявченко. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. — Л.: Наука, 1985. 152 с. Т. 1100 экз. Ц. 2 р.

V. D. LOPATIN. *N. I. PYAVTCHENKO.* PEAT BOGS, THEIR NATURAL AND ECONOMIC IMPORTANCE. 1985

В связи с огромным размахом мелиоративных работ главным образом за счет осушения болот и заболоченных земель среди ученых и практиков существенно повысился интерес к болотам, тем более что вопрос о их природоохранном значении остается в значительной мере дискуссионным. Назрела необходимость в создании книги, где были бы сосредоточены все основные сведения о болотах и притом изложены кратко, на высоком научном уровне и в доступной форме. Именно такой книгой является рецензируемая работа недавно ушедшего из жизни члена-корреспондента Академии наук СССР Н. И. Пьявченко. Вероятно, она станет такой же популярной, как книга В. Н. Сукачева «Болота, их развитие и свойства», выдержавшая три издания (1914, 1924, 1926). В рецензируемой работе охвачены все стороны науки о болотах, за исключением описаний типов растительности. Однако это существенно не повлияло на ее познавательную ценность, тем более что среди ботаников нет единодушия в вопросах классификации растительности болот.

Книга состоит из восьми глав. В первой даны основные понятия болотоведения, показана степень заторфованности территории СССР в целом и по районам, изложена история возникновения и развития болот в послеледниковый период. В следующей главе описываются озерный и суходольный пути заболачивания, значение гидрологических факторов возникновения и развития болот. Разбираются различные теории образования грядово-мочажинных комплексов.

Хотя в определении болота отсутствуют указания на избыток влаги и переувлажнение, тем не менее при анализе значения гидрологических факторов эти понятия появляются и широко применяются в дальнейшем изложении. Между тем болотообразовательный процесс, обусловливающий развитие болот, идет обязательно при обильном увлажнении, и присутствующая при этом вода является совершенно необходимой, поэтому в данном случае нелогично называть ее избыточной, а обильное увлажнение болот и заболоченных территорий — переувлажнением.

В третьей главе болото характеризуется как экосистема, разбираются различные классификации болот (болотных фаций и массивов). Автор приводит целый ряд классификаций: Танфильева, Аболина, Галкиной, Тюремнова, Лопатина, свою классификацию лесных болот и общую классификационную схему болотной биогеохоры, в которой помещены вместе болотные массивы и фации, представляющие разные объекты болотоведения. Они должны классифицироваться отдельно (Лопатин, 1980). Болотоведы изобрели столько терминов для наименьшей территориальной единицы, что в них трудно разобраться даже специалисту-болотоведу. Поэтому возникла необходимость разъяснить, что болотная фация, по Лопатину, Галкиной, Глебову, Елиной, представляющая территориальную единицу морфологического разделения ландшафта (Солнцев, 1949), в данном случае болотного урочища или массива, соответствует болотному микроландшафту, по Романову, Романовой, Иванову; фитоценозу, по Тюремнову; биогеоценозу, по Пьявченко, Прозорову; участку, по Боч, Василевичу; эпиморфе, по Аболину.

Классификацию болот Пьявченко завершает гетеротрофным типом, хотя, как пишет сам автор, «прохождение гетеротрофной стадии не является закономерным» (с. 55). Этот тип может возникнуть на любой стадии: низинной, переходной, верховой или дистрофной. Завершающую стадию развития болот может представлять лишь дистрофный тип фаций. В качестве классификации торфов приводится общепринятая классификация Тюремнова. Замечания по ней были сделаны мной ранее (Лопатин, 1973). Здесь укажу лишь на непоследовательность названия подтипов. Так, к топяному подтипу относится фускум-торф и магелланикум-торф. Если последний в редких случаях откладывается в мочажинах, то первый в условиях топи никогда не откладывается. Наоборот, древесные ольховый и еловый торфы образуются всегда в крайне топяных условиях, что знает каждый, кому хотя бы один раз приходилось ходить по черноольшаникам. Чтобы избежать этих неточностей, надо подтипы назвать так: лесной, полулесной и безлесный. Считаю полезным информировать читателя о том, что торф, как правило, не откладывается сплошными пластами. Торфяная залежь обычно линзового сложения, а иногда имеет вертикальное напластование (Лопатин, 1980). Это нужно иметь в виду при ее изучении и практическом использовании осушенных торфяников. Например, осушенное в 1962 г. Корзинское болото (Карелия) до сих пор дает неравномерную осадку поверхности, так как торф откладывался микрокомплексной растительностью, вследствие чего торфяная залежь имеет разные физические свойства под каждым элементом микрорельефа.

Следующие главы, посвященные структурно-функциональной организации болотных биогеоценозов, процессу торфонакопления, круговороту воды, азота и зольных элементов, весьма интересны, содержат много новых и оригинальных сведений. Они написаны в значительной мере по материалам исследований, поставленных и обобщенных автором книги, и поэтому особенно ценны.

Конечно, правильно, что малоразложившийся торф удерживает огромное количество воды (с. 81), но в торфянике в связи с процессами разложения и уплотнения торфа ежегодно накапливается не более 1 мм.

Нельзя согласиться и с тем, что «сильно обводненный торфяник можно рассматривать как водоем» (с. 82). Как бы ни был обводнен торфяник, это, с гидрологической точки зрения, суша: нет ни волн, ни течений, ни других характерных для водоемов свойств.

Глава восьмая, разбирающая географическое распространение болот, изложена кратко, но в ней с исчерпывающей полнотой учтены имеющаяся литература и богатый личный опыт автора как исследователя болот во многих регионах нашей страны. Сведения о Сибири даны с такой же полнотой, как и о европейской части СССР.

Книга завершается главой «Охрана и рациональное использование болот». Здесь Пьявченко вполне обоснованно пишет, что представления об обязательно отрицательных последствиях осушения болот на окружающие территории преувеличены, а часто и неверны. Следует бояться не столько осушения болот там, где их много, сколько некачественного проведения мелиоративных работ. Конечно, это не значит, что все болота целесообразно осушать. Если болота далеко не всегда необходимы как регуляторы стока и хранилища пресной воды, то нередко их следует охранять как типичные компоненты таежных ландшафтов, а в Западной Сибири, кроме того, как компоненты лесостепных ландшафтов, объекты для науки или источники ягодных и лекарственных растений и т. д. К каждому болотному массиву надо подходить индивидуально, с учетом его окружения, экономики данного района, возможного водорегулирующего значения именно в данном месте и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

Лопатин В. Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе. — В кн.: Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1973, с. 51—62. — *Лопатин В. Д.* О некоторых общих вопросах болотоведения. — В кн.: Болота европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 5—17. — *Солнцев Н. А.* О морфологии природного географического ландшафта. — В кн.: Вопросы географии. Вып. 16. М.: Изд-во географ. лит., 1949, с. 61—86.

В. Д. Лопатин.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 27 I 1986.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 502.753

ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗАПОВЕДНОГО ДЕЛА»

(Львов, 18—19 XII 1985)

S. M. STOIKO, N. P. ZHIZHIN. THE ALL-UNION CONFERENCE «THEORETICAL BASIS OF RESERVE AFFAIR» (LVOV, DECEMBER 18—19, 1985)

Всесоюзное совещание по теоретическим вопросам заповедного дела, проходившее 18—19 декабря 1985 г. во Львове, было организовано Комиссией АН СССР по координации научных исследований в государственных заповедниках СССР, Львовским отделением Института ботаники им. Н. Г. Холодного (ЛОИБ) АН УССР, Научным советом АН СССР по проблеме биогеоценологии и охраны природы, Научными советами АН СССР по проблемам «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и «Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира».

В совещании участвовали 283 представителя 134 академических и ведомственных научных учреждений, высших учебных заведений и заповедников из десяти союзных республик. Заслушано 14 докладов, 31 сообщение, а также представлено 53 стендовых доклада, в обсуждении которых выступило 25 человек.

К началу совещания были изданы тезисы докладов «Теоретические основы заповедного дела» (Тез. докл. Всесоюз. совещ., г. Львов, 18—19 дек. 1985 г. М., 1985. 329 с.), позволившие участникам сосредоточить внимание на интересующих их вопросах природоохранного дела в СССР.

Совещание открыл заместитель председателя Оргкомитета, руководитель ЛОИБ АН УССР, чл.-кор. АН УССР **М. А. Голубец**, отметивший актуальность совещания по теоретическим вопросам заповедного дела, вытекающим из «Основных направлений экономического и социального развития СССР на 1986—1990 гг. и на период до 2000 г.»; выступающий подчеркнул важное значение заповедных территорий по сохранению генофонда растительного и животного мира, разнообразия биогеоценотического покрова планеты, разработке экологических основ его рационального использования и управлению природными процессами в биосфере. Он акцентировал внимание на необходимость решения таких задач, как выбор принципов и критериев для дальнейшего расширения сети заповедников и их функциональной связи с другими категориями охраняемых территорий, роль флористического и фаунистического разнообразия в поддержании устойчивости заповедных экосистем.

На заседании, посвященном вопросам разработки научных принципов формирования сети заповедников и их территориальной организации, было заслушано 6 докладов и 21 сообщение. Всеобщий интерес вызвал доклад **В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского** (Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР — ИЭМЭЖ), зачитанный К. Д. Зыковым. В нем были изложены научные основы размещения географической сети заповедников, которая должна максимально полно отображать разнообразие природно-территориальных комплексов, экологических условий, типичных и уникальных биогеоценозов, видовой состав растительного и животного мира. **С. М. Стойко** (ЛОИБ) предложил формировать государственный природно-заповедный фонд как систему заповедных биогеоценотических комплексов, которая включала бы все особо охраняемые территории — заповедники, заказники, резерваты и памятники природы, государственные природные национальные и региональные ландшафтные парки. Создание такой системы возможно и с помощью хозяйственных комплексов, являющихся «экологическими коридорами» и обеспечивающих обмен генетическими ресурсами на различных географических уровнях. **В. И. Парфенов, Г. В. Вынаев, Г. Ф. Рыковский** (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) изложили теоретическую концепцию формирования системы особо охраняемых территорий как необходимой предпосылки экологически обоснованной разработки региональных схем рационального природопользования. Для осуществления поставленной задачи целесообразно увеличить заповедную территорию республики до 25 % общей площади БССР путем создания 4 национальных парков, 12 ландшафтных, 6 гидрологических и 14 биологических заказников, соединив их миграционными руслами. Доклад **А. П. Федоренко, А. К. Ющенко** (Институт зоологии АН УССР) был посвящен научным принципам формирования сети государственных заповедников в юго-западном регионе нашей страны. По мнению авторов, эти принципы должны учитывать биогеографические, генетические, экологические, научно-исследовательские, народнохозяйственные, социальные критерии, а также зональные особенности и целевое назначение заповедников.

Б. А. Быков, А. Ф. Ковшарь (Комиссия «Научные основы заповедного дела в Казахстане» АН КазССР) сообщили, что с учетом комплексного подхода и долгосрочного планирования в республике разработаны рекомендации по созданию к 2000 г. 21 заповедника. **Ф. Р. Штильмарк** (Юганский заповедник Тюменской области) обратил внимание на существующие тенденции организации больших по площади заповедников в тайге и тундре, что создает опасную иллюзию благополучия развития заповедного дела в нашей стране. Автор подчеркнул, что первоочередной задачей является создание заповедников в районах интенсивного развития народного хозяйства, в частности в лесостепной и степной зонах. **К. Д. Зыков** (ИЭМЭЖ) изложил методические подходы к установлению оптимальной площади как каждого конкретного заповедника, так и всей системы заповедной территории в целом. Эта площадь зависит от степени хозяйственной освоенности ландшафтных провинций, а при организации заповедников и развитии региональных систем особо охраняемых территорий наряду с заповедниками целесообразно создавать национальные парки, заказники и другие дополняющие друг друга и в общем репрезентативные эталонные и условно эталонные объекты.

В заслушанных сообщениях в основном были освещены вопросы регионального характера и изложены различные принципы создания сети особо охраняемых территорий. Так, **Н. М. Забелина** (ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР — ВНИИ природа) предложила принять в качестве основного принципа репрезентативность охвата заповедным режимом уникальных ландшафтов, растительных сообществ, реликтовых и эндемичных видов. Обоснование сети заповедных территорий на базе зоогеографического анализа предложили **В. С. Скулкин, В. Г. Кревер, В. Г. Федотов** (ИЭМЭЖ, ЦНИЛ Главохоты РСФСР, МГУ), природно-исторических условий — **В. П. Селедец, Б. С. Петропавловский** (Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР), социально-экономической ситуации — **Л. В. Алексеева** (ВНИИ природа). **Л. И. Милкина** (ЛОИБ) осветила вопрос о месте эколого-фитоценотических стандартов при организации и оценке репрезентативности заповедной сети. О научных принципах создания заповедников в различных регионах страны сообщили: для Грузии — **Т. Г. Чиковани** (Главное управление заповедников МЛХ ГССР); Белоруссии — **Б. М. Дыскин, К. Д. Чубанов** (БелНИИ градостроительства, ЦБС АН БССР); Казахстана — **И. О. Байтулин, П. М. Мырзакулов** (Институт ботаники АН КазССР); Дальнего Востока — **Ю. Д. Чугунов** (Дальневосточный морской заповедник). **А. Т. Науменко** (Кроноцкий заповедник Камчатской обл.) изложил опыт усовершенствования сети заповедных территорий путем создания резерватов. **Е. Ф. Молчанов, Л. К. Щербатюк** (Никитский ботанический сад) осветили особенности функционирования небольших по площади заповедников. **Л. В. Кулешова** (ВНИИ природа) изложила подходы к оценке места производных сообществ в заповедниках. **Т. Л. Андриенко** (Институт ботаники АН УССР) сообщила о состоянии охраны болотной растительности в заповедниках Украины. **И. Н. Янковская** (ИЭМЭЖ) поделилась опытом проектирования полигона в Центрально-Сибирском биосферном заповеднике.

На заседании, посвященном вопросам основных направлений научных исследований в заповедниках, было заслушано 8 докладов и 10 сообщений. В докладе **Ю. А. Исакова** (ИГ АН СССР), который зачитал В. А. Таргульян, сделан детальный анализ направлений научной деятельности в заповедниках. В нем подчеркивалось, что научные исследования прежде всего должны быть направлены на изучение структурно-функциональных особенностей экосистем.

М. А. Голубец (ЛОИБ) акцентировал внимание на то, что стратегическая цель создания заповедников — изучение динамики природных процессов, разработка научных основ охраны генофонда и управления экосистемами — может быть достигнута лишь при проведении комплексных биогеоценологических исследований. Автор подчеркнул, что суммирование результатов исследований по отдельным компонентам не позволяет выявить основы устойчивости и целостности экосистем. Биогеоценологический подход максимально приближает результаты работы к решению актуальных прикладных задач и открывает большие перспективы управления структурой и функциями экосистем.

В совместном докладе **И. А. Дудки, С. П. Вассера, В. М. Соломахиной** (Институт ботаники АН УССР, Киевский государственный университет) указывалось на недостаточную изученность грибов, которые принимают активное участие в биологическом круговороте вещества и энергии в экосистемах. Авторы подчеркнули необходимость полной инвентаризации грибов на заповедных территориях и издания коллективной монографии «Микофлора заповедников СССР». **В. М. Яновский, В. К. Дмитриенко** (Институт леса и древесины СО АН СССР) на примере Саяно-Шушенского заповедника предложили методы и методики исследования закономерностей изменения численности отдельных видов насекомых. **А. М. Степанов, Е. С. Литкенс, А. А. Гусев** (ИЭМЭЖ, Центрально-Лесной заповедник, Центрально-Черноземный заповедник) остановились на выборе минимального количества биологических объектов для мониторинга и обосновании индикаторов, позволяющих получать универсальные, генерализированные, статистически достоверные данные. В докладе **Ю. Р. Шеляга-Сосонко, В. А. Каневского, Я. И. Мовчана** (Институт ботаники АН УССР) аргументировалась перспективность применения дистанционных биофизических методов при мониторинге в заповедных объектах, что позволяет ликвидировать трудоемкие наземные способы сбора материала и создать централизованный «банк данных» для всех заповедников. **К. П. Филонов** (ИЭМЭЖ) вычленил шесть этапов научных исследований в заповедниках и констатировал, что они развивались от частных и прикладных вопросов к всестороннему и углубленному изучению природных процессов. **Е. Ф. Забродина, Ф. Я. Гордина** (ВНИИ природа) на основании анализа научно-исследовательских тем заповедников МСХ СССР и публикаций установили, что в них преобладают работы териологического и орнитологического аспектов. **В. В. Дежкин** (ЦНИЛ Главохоты РСФСР) на примере 35 заповедников этого ведомства осветил принципы и методы формирования перспективного тематического плана научных исследований. **Г. В. Сейле** (Заповедник «Слитере») рассказала о разработке теоретических, методических и практических основ охраны экосистем в урбанизированных районах Латвии.

В докладе **Л. В. Денисовой, Л. С. Никитиной, Л. Б. Заугольновой** (ВНИИ природа, Московский désinститут) были изложены программа и методика наблюдений за состоянием раритетных видов в заповедниках, а в докладе **В. С. Гельтмана, Д. Л. Нелиповича, В. В. Маврищева** (Институт экспериментальной ботаники АН БССР) — программа паспортизации стационарных объектов как эталонов растительного покрова на заповедных территориях БССР. Принципы инвентаризации экосистем затронула **О. М. Русанова** (ВНИИ природа), **М. И. Гаврилов** (заповедник «Малая Сосьва») рассказал о картографическом методе и оценке эталонных функций заповедных территорий. На развитие в заповедниках фитопатологических исследований обращалось внимание в докладе **С. В. Шевченко** (Львовский лесотехнический институт), фенологических — **К. П. Попова** (Северо-Осетинский заповедник), лихеноиндикационных — **Ю. Л. Мартина, Л. М. Мартин, Е. Л. Сандера** (Таллинский ботанический сад АН ЭССР), геохимии ландшафтов — **М. А. Глазовской, Н. С. Касимова, А. Н. Геннадиева** (МГУ), ведения «Летописи природы» — **М. А. Бляхера, В. Н. Тырлышкина** (Главприрода МЛХ ТССР). **Г. В. Мотузова, Е. А. Карпова, А. П. Утенкова** (МГУ, Сихотэ-Алинский заповедник) изложили результаты исследований в заповедниках с целью оценки локального, регионального и глобального загрязнения почв, **П. Р. Третяк** (Львовский государственный университет) — программу мониторинга растительности в заповедниках с использованием ЭВМ. **К. А. Кудинов** (Жигулевский заповедник) поднял вопрос о специфических ограничениях научных исследований в заповедниках. В сообщениях **В. С. Скулкина** (ИЭМЭЖ), **В. В. Лопатина** и **С. В. Росоловского** (ИЭМЭЖ) освещалась проблема использования ЭВМ и математического моделирования в заповедном деле.

На заключительном заседании совещания была принята резолюция, в которой в качестве главной задачи подчеркивалась необходимость завершения формирования географической сети заповедников СССР в максимально короткие сроки. Совещание постановило просить Госплан СССР рассмотреть и утвердить проект перспективной сети заповедников страны в качестве составной части плана социального и экономического развития СССР и предусмотреть выделение для этих целей дополнительных средств и лимитов. Его участники считают, что для коренного улучшения деятельности системы охраняемых территорий в стране необходимо создать государственный орган и разработать закон об охраняемых природных территориях. Ведущим заповедникам страны целесообразно предоставить право издания научных трудов. Было рекомендовано заповедникам для унификации исследований руководствоваться методическим пособием «Летопись природы» (М.: Наука, 1985). В связи с тем что заповедники выполняют большую воспитательную роль, совещание признало необходимым разработать программы эколого-просветительской работы.

Участники выразили единодушное мнение о целесообразности организации совещания по теоретическим вопросам заповедного дела через 5 лет.

С. М. Стойко, Н. П. Жижин.

Институт ботаники АН УССР,
Львовское отделение.

Получено 25 VI 1986.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (571.6/64)

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВБО В 1986 Г.

V. P. SELEDETS. PRYMORYE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1986

Для ботаников Приморья, как и для всех дальневосточников, год XXVII съезда КПСС был временем активной работы по превращению Дальнего Востока в самостоятельный народнохозяйственный комплекс с развитой социальной и производственной инфраструктурой. Критический анализ ботанических исследований был дан на выездной сессии президиума Академии наук СССР и Совета по координации научных исследований в союзных республиках. Смотром достижений приморских ботаников была IX сессия Дальневосточного отделения Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», состоявшаяся 23—27 сентября 1986 г. в Уссурийском государственном заповеднике им. В. Л. Комарова БПИ ДВНЦ АН СССР. Активное участие приняли приморские ботаники в работе VIII совещания географов Сибири и Дальнего Востока (Владивосток, октябрь 1986 г.), посвященного проблеме ускорения научно-технического прогресса.

Крупным событием были юбилейные 40-е Комаровские чтения, на которых заслушано 8 докладов по различным разделам ботанической науки. Ботаническая общественность торжественно отметила 70-летие со дня основания Дальневосточного регионального гербария. Большая работа проведена бюро ПО ВБО по сбору, обсуждению и редактированию тезисов докладов на предстоящий съезд ВБО, приняты тезисы 35 докладов. На средства ПО ВБО были осуществлены две научные командировки в Москву и Ленинград (В. Я. Черданцева — казначей ПО ВБО, В. Ф. Пржеменецкая — председатель секции фикологии). К концу 1986 г. в составе ПО ВБО было 120 членов.

Проведено 8 общих собраний, на которых заслушаны и обсуждены 15 докладов; по всем докладам приняты соответствующие решения. «Метод флористической интерполяции на примере Сихотэ-Алиня и сопредельных территорий» (**И. Б. Вышин**, БПИ) — результат сравнительного анализа флор горных стран Восточной и Северо-Восточной Азии — Сихотэ-Алиня, Дуссэ-Алиня, Станового нагорья. Выявлены закономерности миграции комплексов собственно монтанных видов, а также лесных видов, заходящих в высокогорья. Показана перспективность метода флористической интерполяции для горных стран, расположенных на путях миграции флор.

Доклад **В. Л. Морозова** (ТИГ ДВНЦ АН СССР) посвящен проблемам охраны растительного мира, проанализированным на Всесоюзной конференции «Теоретические основы заповедного дела», состоявшейся 18—20 декабря 1985 г. в г. Львове. Конференция явилась отражением современного состояния теории и практики заповедного дела, она предоставила всем ее участникам прекрасную возможность ознакомиться с научными исследованиями и установить деловые контакты. Признана перспективность ряда территорий на Дальнем Востоке для учреждения в ближайшем будущем заповедников, положительно оценен опыт создания комплексных заповедников на тихоокеанском побережье нашей страны.

«Важнейшие осоки Приморья, их ценозообразующая роль, экология, географические связи» (**А. Е. Кожевников**, БПИ) — обобщение результатов исследования осоковых Дальнего Востока, где это семейство занимает третье место (330 видов) после астровых и мятликовых. Виды этого семейства распространены во всех природных зонах и поясах, в различных экологических условиях, имеют большое хозяйственное значение, особенно на юге Дальнего Востока (кормовые, плетёночные, пищевые, декоративные и лекарственные растения, источники волокна, торфонакопители). Велика средообразующая роль осоковых: водорегулирующие и почвозащитные функции, фитомелиоранты, ценозообразователи (в сообществах осоковых обитают многие виды птиц).

«Эколого-географический обзор альгофлоры Татарского пролива» (**Н. Г. Клочкова**, ИБМ АН СССР) — итог исследования, позволяющего по-новому оценить многочисленные факты, с новых позиций рассмотреть широкий круг проблем. Третичная флора на побережье пролива в настоящее время не сохранилась. Наиболее четко в современной флоре прослеживается связь с позднеплейстоценовой флорой, влияние на нее событий голоцена. Современная флора сформировалась в ходе послеледниковой трансгрессии и потепления климата в результате постепенной трансформации раннеголоценовой сравнительно холодноводной флоры. В северных районах пролива, бывших сушей, она сформировалась заново.

Одно из общих собраний было посвящено анализу работы наиболее активно работающих секций ПО ВБО. В отчете о работе секции фикологии (В. Ф. Пржеменецкая, ТИНРО) показано, что со времени ее организации в конце 1977 г. секция проделала большую работу по сосредоточению усилий фикологов на решении наиболее актуальных задач, на повышении теоретического уровня исследований, по росту рядов ВБО. За 7 лет заслушано 29 докладов, принято в секцию 22 члена ВБО (ТИНРО, ИБМ, ТИГ, ДВГУ), ежегодно члены ВБО читали в среднем по 20 лекций и давали около 100 консультаций по вопросам фикологии. В отчете о работе секции интродукции растений за 1981—1985 гг. (**А. Ф. Журавков**, Ботанический сад ДВНЦ АН СССР) показана роль Ботанического сада в пропаганде знаний о культивировании декоративных растений, особенно видов деревьев, кустарников и лиан, которыми так богат юг Дальнего Востока, о природной флоре региона (лекции, экскурсии, выступления по радио и телевидению), в укреплении международных связей в основном с ботаническими учреждениями социалистических стран.

В докладе председателя ПО ВБО **С. С. Харкевича** об участии приморских ботаников в IX сессии Дальневосточного отделения Научного совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» изложены основные направления работы сессии, а также некоторые организационные вопросы.

«Географический анализ флоры сосудистых растений Комсомольского заповедника» (**В. М. Ван**, БПИ) — итог завершенного исследования заповедной территории, представляющей большой биогеографический интерес. Во флоре заповедника выявлены 634 вида сосудистых растений, в том числе 71 — сорные и адвентивные. Проведен географический анализ флоры (соотношение широтных и долготных групп, спектр географических элементов). Флора заповедника сложена в основном бореальными (49 %) и неморальными видами. Все остальные группы (без учета эндемичных для южной части советского Дальнего Востока) составляют лишь 10 % флоры Комсомольского государственного заповедника. Подробно рассмотрена специфика флоры заповедника, эндемичные виды разного ранга, особенности их географического распространения, эколого-фитоценотическая приуроченность. Результаты проведенного исследования по существу являются частью комплексной научной программы «Летопись природы», выполняемой всеми заповедниками советского Дальнего Востока. Они позволяют лучше понять состав, структуру и функционирование эталонных экосистем и несомненно будут способствовать успешному выполнению задач геосистемного мониторинга.

«Проблемы организации дендрария Ботанического сада ДВНЦ АН СССР» (**И. П. Петухова**, Ботанический сад ДВНЦ АН СССР) — история создания дендрария, принципы, положенные в основу его проектирования, современное состояние и перспективы развития.

В докладе **С. А. Москаленко** (ТИГ) «Современное состояние и перспективы этноботанических исследований на советском Дальнем Востоке» показано, что выявление перспективных видов растений посредством массового опроса населения дает богатый материал для углубленных научных исследований. Собраны сведения о применении в быту 916 видов дикорастущих растений, выявлено 50 видов растений, перспективных для производства галеновых препаратов с антибактериальной активностью.

Доклад **Н. Н. Цвелева** (БИН АН СССР) «Кариологический метод в систематике растений» — широкое теоретическое обобщение, основанное на разностороннем анализе различных групп растений, в том числе и мятликовых. Интерес к этой проблеме высок во многих странах мира. Первое в СССР совещание по кариосистематике состоялось в мае 1986 г. в Березинском государственном заповеднике. Доклад вызвал оживленное обсуждение актуальных проблем кариосистематики. Принято решение стимулировать кариосистематические исследования на Дальнем Востоке.

«Анализ флоры Курильских островов» (**В. Ю. Баркалов**, БПИ) — обзор флоры и растительности Курильского архипелага, подробный эколого-географический анализ флоры.

Рассмотрены вопросы формирования флоры отдельных островов в свете современных палеогеографических данных.

«Ботанические впечатления о поездке в КНДР» (**Т. Г. Буч, С. С. Харкевич**, БПИ) — рассказ ботаников о двухнедельной туристической поездке по КНДР, флоре и растительности этой страны, ее ботанических достопримечательностях.

Доклад **И. С. Гусаровой** (ИБМ) и **Н. К. Христофоровой** (ТИГ) «Флороценотические изменения макрофитобентоса под влиянием тяжелых металлов» — основные итоги комплексного исследования, осуществленного в Сихотэ-Алинском биосферном районе. Получены фундаментальные результаты, которые являются теоретической базой мониторинга на тихоокеанском шельфе.

В докладе **И. Ф. Скириной** (ТИГ) и **Л. А. Княжевой** (ДВГУ) «Лихеноиндикация загрязнения воздуха урбанизированных территорий Приморского края» подведены итоги многолетних исследований, вскрыты важные закономерности относительно индикационной ценности различных групп лишайников. Проведено экологическое зонирование урбанизированных территорий.

«Структура надземных органов хвойных пород советского Дальнего Востока» (**Г. И. Ворошилова**, ДВГУ) — итог 20-летнего исследования хвойных флоры советского Дальнего Востока. Установлено, что наиболее изменчивы структуры, имеющие защитное значение, изменчивость относится в основном к количественным признакам и в общем изменчивость надземных органов хвойных незначительна.

«Проблемы заповедного дела и охраны природы на VIII совещании географов Сибири и Дальнего Востока» (**В. П. Селедец**, ТИГ) — обзор ботанических работ, доложенных на очередном традиционном форуме сибирских и дальневосточных географов (Владивосток, 1986 г.), посвященном роли географии в ускорении научно-технического прогресса.

Работа ПО ВБО регулярно освещалась в печати, опубликованы 6 статей в газете ДВНЦ АН СССР «Дальневосточный ученый».

В. П. Селедец.

Тихоокеанский институт географии ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 8 I 1987.

CONTENTS

Page

Oganezova G. G. Systematic position of some genera disputable for *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) based on the anatomical structure of their fruits and seeds 1009

Butnik A. A., Timchenko O. V. Leaf epidermal structure in species of *Chenopodiaceae* family 1021

Yurtsev B. A., Korobkov A. A., Balandin S. A. A species of the Central-Asian genus *Hedinia* (*Brassicaceae*) in the Western Chukotka 1031

Abdaladze O. G. CO_2-gas exchange in plants of subalpine belt of the Central Caucasus 1042

COMMUNICATIONS 1050

Snigirevskaya N. S. Phyto-geographical zonation in the Late Devonian 1050

Karayeva N. I., Dzhafarova S. K. On the morphology of two pennate diatom species (*Bacillariophyta*) 1052

Gavrilova O. V., Gromov B. V. Zoospore structure of green alga *Chlorotetraedron bitridens* (*Palmellaceae*) 1057

Kabirov R. R., Khazipova P. Kh. Quantitative parameter change in algal sinusias of flood plain soils under antropogenic pollution 1060

Zhukova A. L., Bardunov L. V. Some data on liverwort flora of Vitim State reservation (Central Siberia) 1065

Pashuk K. T. Chromosome numbers in species of subalpine belt of Chernogora (Ukrainian Carpathians) 1069

Plyushch T. A., Bannikova V. P., Gvilava M. N. Morphometric analysis of the cytoplasm ultrastructure in the embryo sac cells of *Crepis tectorum* (*Asteraceae*), *Epilobium hirsutum* (*Onagraceae*) and *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) 1074

Fan Van De, Grushvitsky I. V., Skvortsova N. T. Abnormal inflorescences of *Panax vietnamensis* (*Araliaceae*) 1079

Maslova T. G., Popova O. F., Slemnev N. N., Popova I. A. Assimilating organ pigments in Gobi plants (Mongolia) 1082

Buinova M. G. Pigments in the plants of the Western Transbaikalian 1089

Dymina G. D. Ecological evaluation of syntaxa of floristic classification 1097

Kupriyanov N. V., Veretennikov S. S., Zinin V. I. Larch forests of the northern part of the Khabarovsk region (Yudomo-May upland) 1107

Zaslavskaya T. M., Safronova I. N. Flora of the Ostrovnoy village neighbourhood in the middle basin of the Maly Anyuy river (the western Chukotka) 1115

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1127

Golovnyova L. B. A new species of the genus *Haemanthophyllum* from the Rarytkian series of Koryak upland 1127

FLORISTIC FINDINGS 1132

Kurbanov J. New findings in the flora of North-Western Kopetdagh 1132

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 1134

Yatsenko-Khmelevsky A. A. Dmitry Ivanovich Sosnovsky (1886—1952) (in connection with the centenary from his birth) 1134

Vassilchenko I. P., Pratov U. P., Vernik R. S. Kadir Zakirovich Zakirov (in connection with 80 years from his birth) 1141

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1144

Matvienko A. M. *N. A. Moshkova, M. M. Hollerbach.* Green algae. Class *Ulotrichophyceae. Ulotrichales* order (1). *Chlorophyta*: *Ulotrichophyceae*, *Ulotrichales* (1). Manual of freshwater algae of the USSR. Vol. 10 (1). 1986 1144

Lopatin V. D. *N. I. Pyavchenko.* Peat bogs, their natural and economic importance. 1985 1148

CHRONICLE 1150

Stoiko S. M., Zhizhin N. P. The All-Union conference «Theoretical basis of reserve affair» (Lvov, December 18—19, 1985) 1150

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1154

Seledets V. P. Prymorye branch of the All-Union Botanical Society in 1986 1154

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Оганезова Г. Г. Систематическое положение некоторых спорных для *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) родов по данным анатомической структуры плодов и семян 1009

Бутник А. А., Тимченко О. В. Строение эпидермы листьев видов семейства *Chenopodiaceae* 1021

Юрцев Б. А., Коробков А. А., Баландин С. А. Вид центральноазиатского рода *Hedinia* (*Brassicaceae*) на Западной Чукотке 1031

Абдаладзе О. Г. CO_2-газообмен растений в субальпийском поясе Центрального Кавказа 1042

СООБЩЕНИЯ 1050

Снигиревская Н. С. Ботанико-географическая зональность в позднем девоне 1050

Караева Н. И., Джафарова С. К. К морфологии двух видов пеннатных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) 1052

Гаврилова О. В., Громов Б. В. Строение зооспор зеленой водоросли *Chlorotetraedron bitridens* (*Palmellaceae*) 1057

Кабиров Р. Р., Хазипова Р. Х. Изменение количественных показателей альгосинузий пойменных почв при антропогенном загрязнении 1060

Жукова А. Л., Бардунов Л. В. Материалы к флоре печеночных мхов Витимского государственного заповедника (Центральная Сибирь) 1065

Пашук К. Т. Хромосомные числа видов субальпийского пояса Черногоры (Украинские Карпаты) 1069

Плющ Т. А., Банникова В. П., Гвилава М. Н. Морфометрический анализ ультраструктуры цитоплазмы клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum* (*Asteraceae*), *Epilobium hirsutum* (*Onagraceae*) и *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) 1074

Фан Ван Дэ, Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т. Аномальные соцветия у *Panax vietnamensis* (*Araliaceae*) 1079

Маслова Т. Г., Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А. Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) 1082

Буинова М. Г. Пигменты растений Западного Забайкалья 1089

Дымина Г. Д. Экологическая оценка синтаксонов флористической классификации . . . 1097

Куприянов Н. В., Веретенников С. С., Зинин В. И. Лиственничные леса северной части Хабаровского края (Юдомо-Майское нагорье) 1107

Заславская Т. М., Сафронова И. Н. Флора окрестностей с. Островного в средней части бассейна р. Малый Анюй (Западная Чукотка) 1115

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1127

Головнева Л. Б. Новый вид рода *Haemanthophyllum* из рарыткинской свиты Корякского нагорья 1127

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1132

Курбанов Д. Новинки флоры Северо-Западного Копетдага 1132

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1134

Яценко-Хмелевский А. А. Дмитрий Иванович Сосновский (1886—1952) (к 100-летию со дня рождения) 1134

Васильченко И. П., Пратов У. П., Верник Р. С. Кадыр Закирович Закиров (к 80-летию со дня рождения) 1141

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1144

Матвиенко А. М. *Н. А. Мошкова, М. М. Голлербах.* Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые (1). Порядок Улотриксовые. *Chlorophyta*: *Ulotrichophyceae*, *Ulotrichales* (1). Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). 1986 . . . 1144

Лопатин В. Д. *Н. И. Пьявченко.* Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. 1985 1148

ХРОНИКА 1150

Стойко С. М., Жижин Н. П. Всесоюзное совещание «Теоретические основы заповедного дела» (Львов, 18—19 XII 1985) 1150

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1154

Селедец В. П. Приморское отделение ВБО в 1986 г. 1154

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ

**В Сибирском отделении издательства «Наука» в IV кв. 1987 г.
выходит из печати книга**

«ФЛОРА СИБИРИ: ARACEAE — ORCHIDACEAE»

Под ред. Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой
Объем 20 л. Цена 3 р. 50 коп.

В книге впервые для Сибири приведены уточненные данные по систематике и ареалам восьми семейств однодольных растений: Аронниковые, Рясковые, Коммелиновые, Ситниковые, Лилейные, Амариллисовые, Касатиковые и Ятрышниковые, или Орхидные. Для каждого семейства приведены ключи для определения родов и видов. Даны описания всех видов природной флоры: таксономия, морфологическая характеристика, географическое распространение, условия обитания. Для большинства видов даны карты ареалов и для некоторых — рисунки.

Книга расчитана на ботаников различного профиля, преподавателей, студентов, специалистов по охране природы.

Книга является первым из 14 томов «Флора Сибири». В 1988 г. выйдут два тома: **«Флора Сибири: Rosaceae»** и **«Флора Сибири: Lycopodiaceae—Hidrocharitaceae»**. В 1989 г. предполагается публикация томов: «Флора Сибири: *Cyperaceae*» и «Флора Сибири: *Poaceae»*. Каждую книгу следует заказывать отдельно.

Издательство «Наука» готовит к выпуску в IV кв. 1987 г. книгу

«АРКТИЧЕСКАЯ ФЛОРА СССР. Вып. X»

Объем 40 л. Цена 6 р.

План выпуска 1987 г., IV квартал, № 222

Выпуск посвящен арктическим представителям 6 семейств, в том числе крупнейшему в арктической флоре сем. Сложноцветных, вклчающему важные роды как Одуванчик, Полынь, Крестовник, а также труднейший в систематическом отношении род Ястребинка.

Даны общая характеристика семейств и их положение в составе арктической флоры, ключи для определения родов и видов, подробные сведения об экологии и географическом распространении видов в пределах советской Арктики. Выпуск содержит данные о 357 видах и подвидах, в том числе карты распространения 208 таксонов.

Для ботаников всех специальностей.

Для получения книги почтой заказы просим направлять по адресу:

197345, Ленинград, Петрозаводская, 7.
Магазины «Книга — почтой» Северо-Западной конторы
«Академкнига» или в местные отделения «Академкниги».

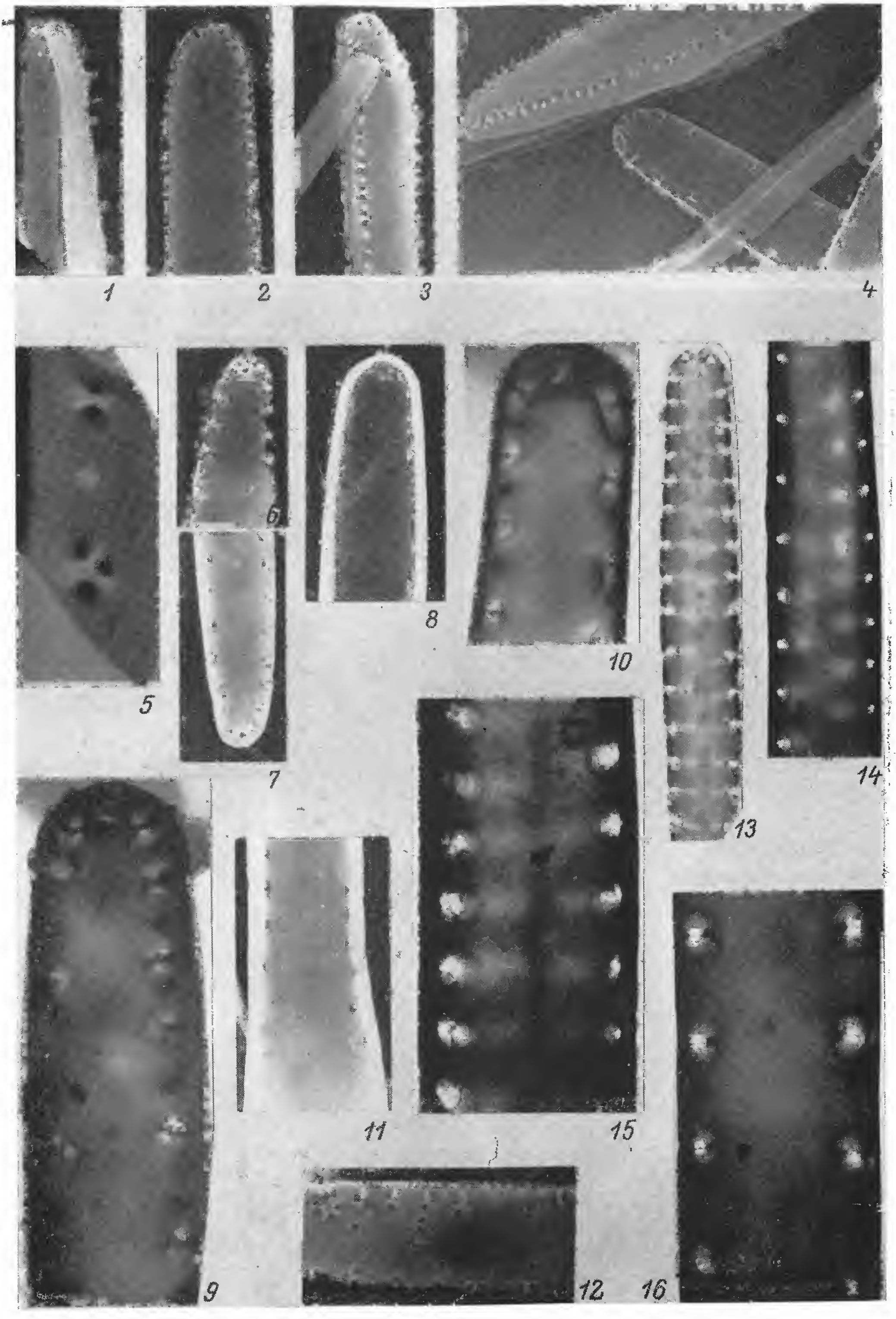


Таблица I. *Thalassionema nitzschioides.*

1—4 — фрагменты створок; *5* — фрагмент створки с двумя ареолами (сверху с простой, снизу со сложной ротой; между ними шипик); *6*, *7* — концы одной створки, наружная поверхность; *8* — конец створки, внутренняя поверхность; *9*, *10* — фрагменты створок; *11*, *12* — фрагменты створок с дополнительными перфорациями; *13—16* — фрагменты створок на разных последовательных этапах морфогенеза.

1—8 — культура; *9* — Черное море, фитопланктон; *10* — Каспийское море, фитопланктон. *1—8*, *11*, *12* — СЭМ; *9*, *10*, *13—16* — ТЭМ. Увел.: *1*, *14* — 10 000; *2—4*, *6*, *7* — 6000; *5*, *8*, *11*, *12* — 7800; *9*, *10*, *16* — 15000; *13* — 8000; *15* — 18 000. *1—4*, *6—16* — контактная печать; *5* — увеличено в 4 раза при печати,

Зак. 1569

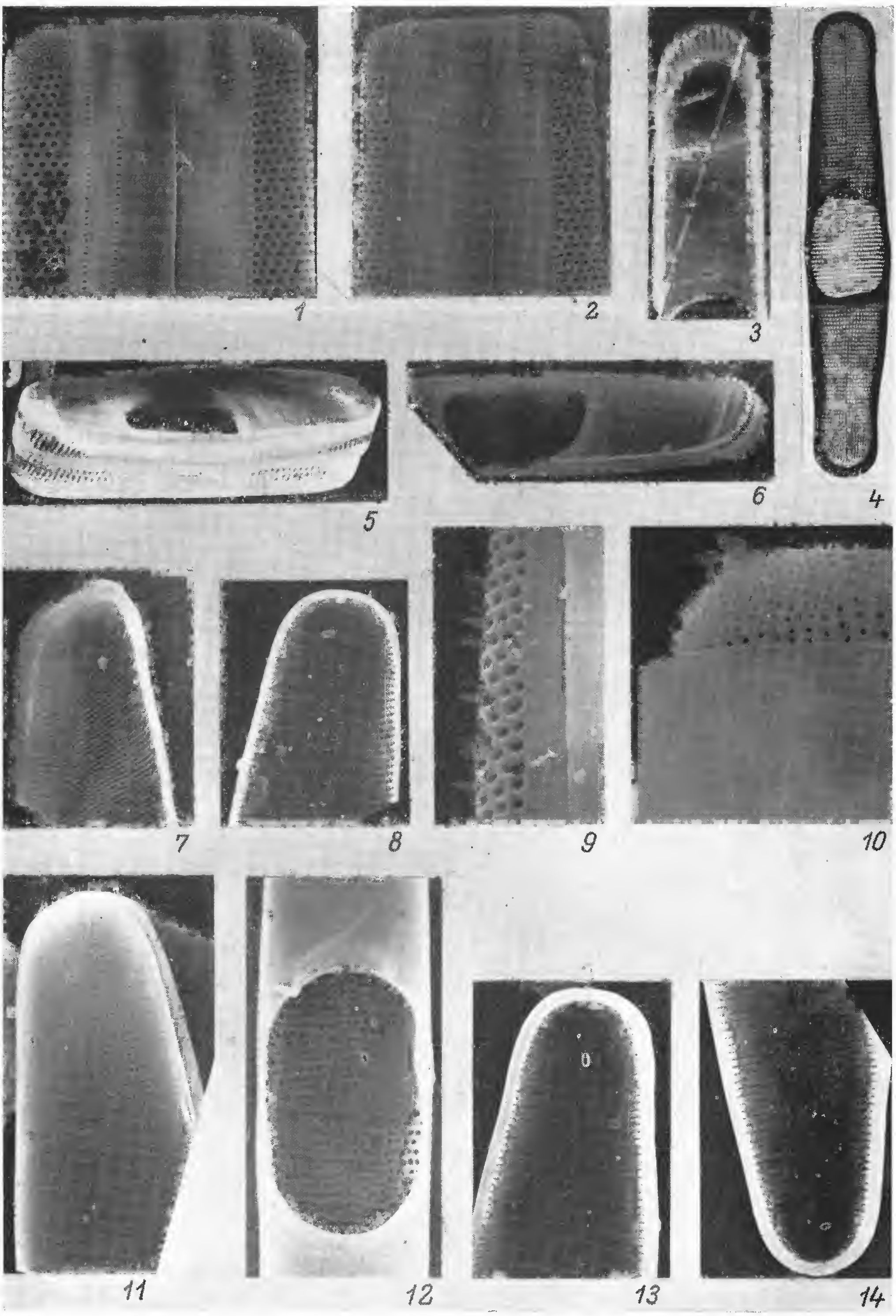


Таблица II. *Grammatophora marina.*

1 — часть панциря (эпитека с развитым поясковым ободком, поясковый ободок гипотеки еще не сформирован); 2 — то же, другой экземпляр (см. шип на эпитеке); *3* — фрагмент вальвокопулы с септой; *4*, *5* — створка с вальвокопулой; *6* — фрагмент створки с вальвокопулой; *7*, *8* — концы створок, внутренняя поверхность; 9 — участок наружной поверхности створки с шипиками; *10* — конец панциря с двумя шипами, наружная поверхность; *11* — конец створки, наружная поверхность; *12* — средняя часть створки с вальвокопулой (см. два выроста, внутренняя поверхность); *13*, *14* — концы одной створки (см. различное направление щели выроста). *1—3*,*5*, *9*,*10* — Каспийское море, бентос; *4*, *6—8*, *11—14* — культура. *1—3*, *5—14* — СЭМ; *4* — ТЭМ. Увел.: *1*—6600; *2*, *7*, *8*, *11*, *13*, *14* — 6000; *3* — 5000; *4* — 3000; *5* —5400; *6* — 4000; *9* — 16 000; *10* — 15 000; *12* — 7800.

К ст. О. В. Гавриловой, Б. В. Громова, с. 1058

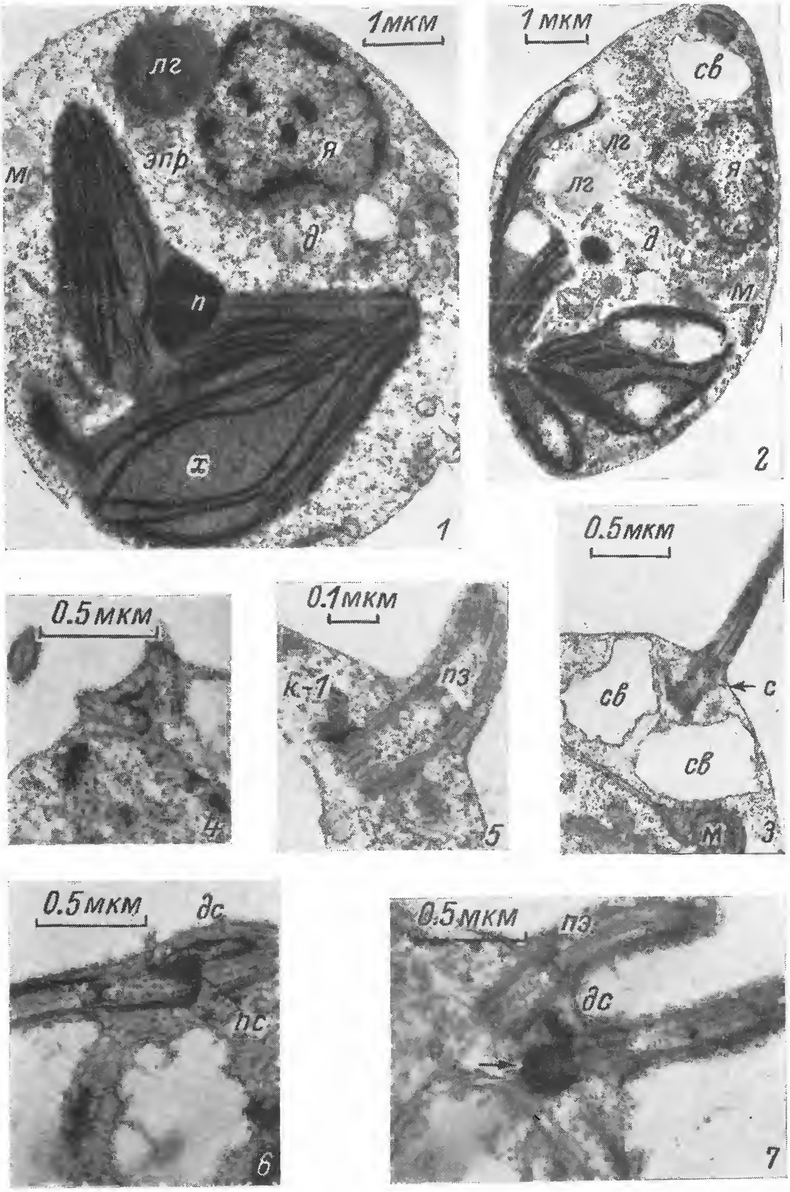


Таблица I.

1, *2* — общий вид зооспор; *3* — апикальная часть зооспоры, стрелкой отмечены связки, соединяющие базальное тело с внешней мембраной; *4* — срез через оба базальных тела, расположенных вблизи выроста ядра; *5* — срез через базальное тело и переходную зону; *6* — тупой угол между базальными телами, срез через дистальную и проксимальную связки; *7* — острый угол между базальными телами, стрелкой отмечена часть проксимальной связки. *д* — диктиосома, *дс* — дистальная связка, *лг* — липидные глобулы, *м* — митохондрии, *к-1* — микротрубочковый корешок, состоящий из 2 микротрубочек, *п* — пиреноид, *пз* — переходная зона, *пс* — проксимальная связка, *с* — связка с внешней мембраной, *св* — сократительная вакуоль, *х* — хлоропласт, *эпр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.

К с. 1058

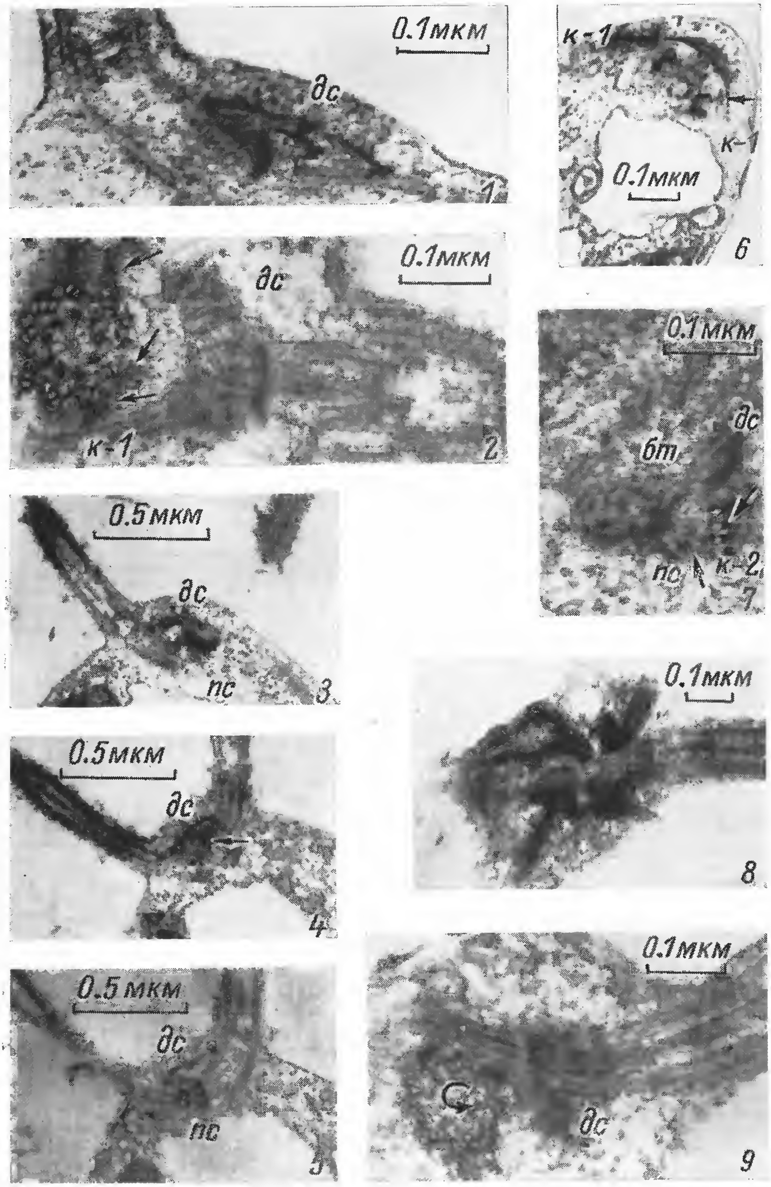


Таблица II.

1 — поперечный срез через базальное тело и дистальную связку, видно сложное строение последней; — продольный срез на уровне дистальной связки, стрелками отмечен электронно-плотный материал, обеспечивающий контакт триплетов и дистальной фибриллярной связки; *3—5* — последовательные срезы через дистальную и проксимальную связки, стрелкой отмечена проксимальная связка; *6* — срез между базальными телами, стрелкой отмечен фибриллярный материал, объединяющий в одну линию корешки *к-1*; *7* — поперечный срез через корешок *к-2*, стрелкой отмечен электронно-плотный материал, соединяющий корешок с дистальной связкой (сверху) и с проксимальной связкой (снизу); *8* — поперечный срез через апикальный конец клетки, видно почти строго крестообразное расположение микротрубочковых корешков; *9* — вид на передний конец клетки снаружи, стрелкой указана ориентация триплетов базального тела «против часовой стрелки». *бт* — базальное тело, остальные обозначения, как на табл. I.

К ст. Т. А. Плющ, В. П. Банниковой, М. Н. Гвилава, с. 1075

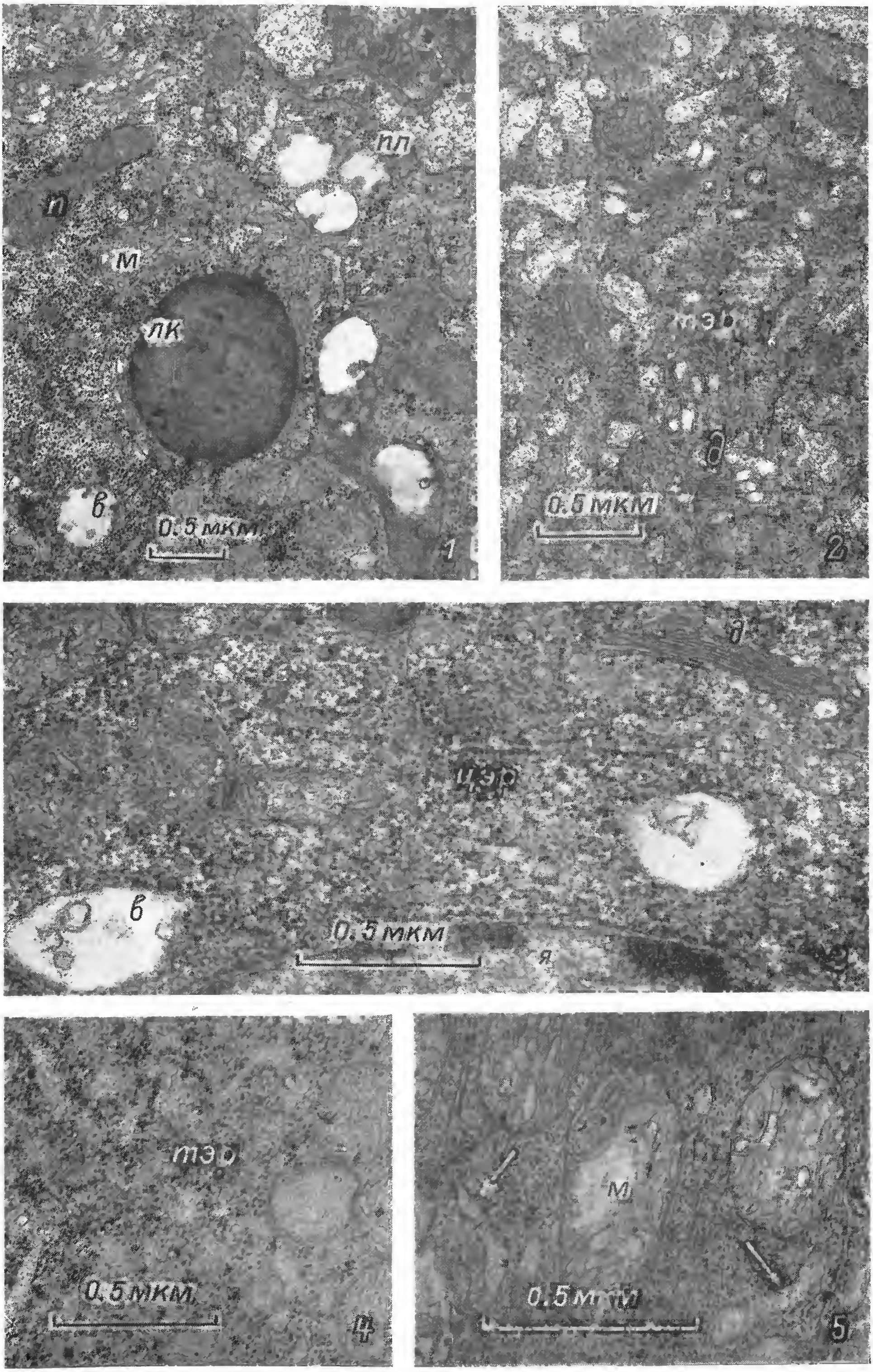
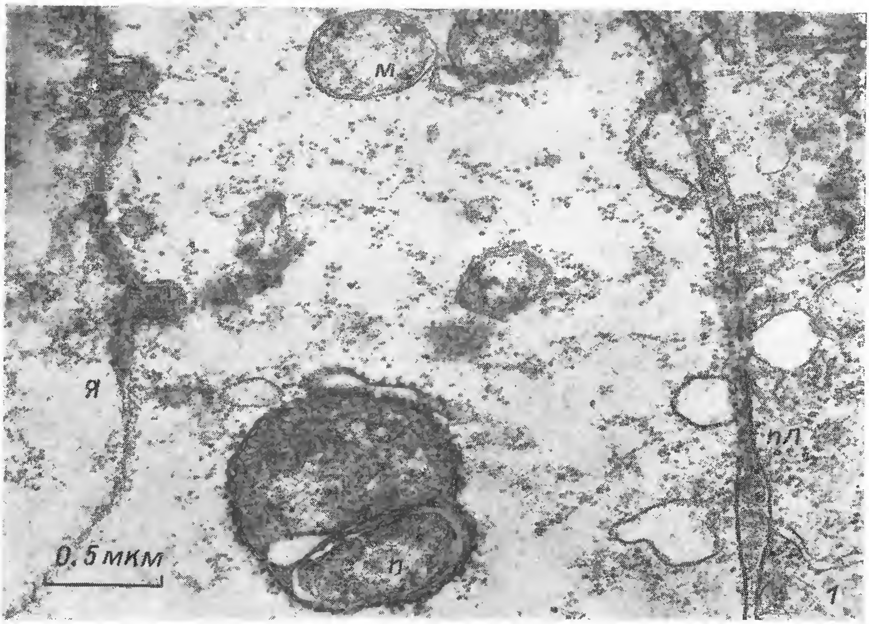


Таблица I.

1—4 — фрагменты клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum* до оплодотворения: *1* — яйцеклетка, ×33 000; *2* — синергида, ×35 300; *3* — антипода на раннем этапе развития, ×54 800; *4* — антипода в зародышевом мешке перед оплодотворением, ×69 000. *5* — фрагмент синергиды зародышевого мешка *Epilobium hirsutum*, ×53 200. *в* — вакуоль, *д* — диктиосома, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *пл* — плазмалемма, *тэр* — трубчатый эндоплазматический ретикулум, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.



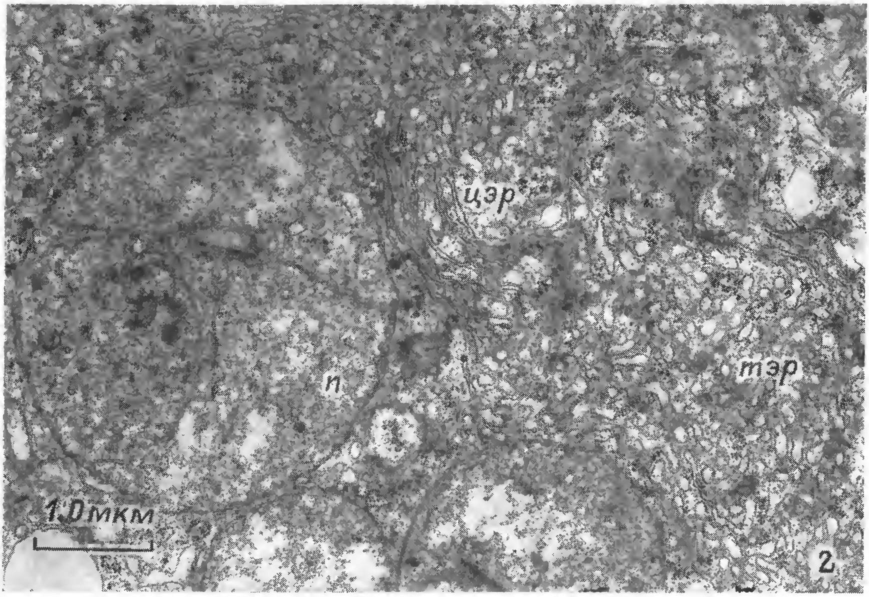


Таблица II.

Фрагменты клеток яйцевого аппарата (*1*, ×37 000) и зиготы (*2*, ×17 500) зародышевого мешка *Peperomia blanda*.

Обозначения, как на табл. I.

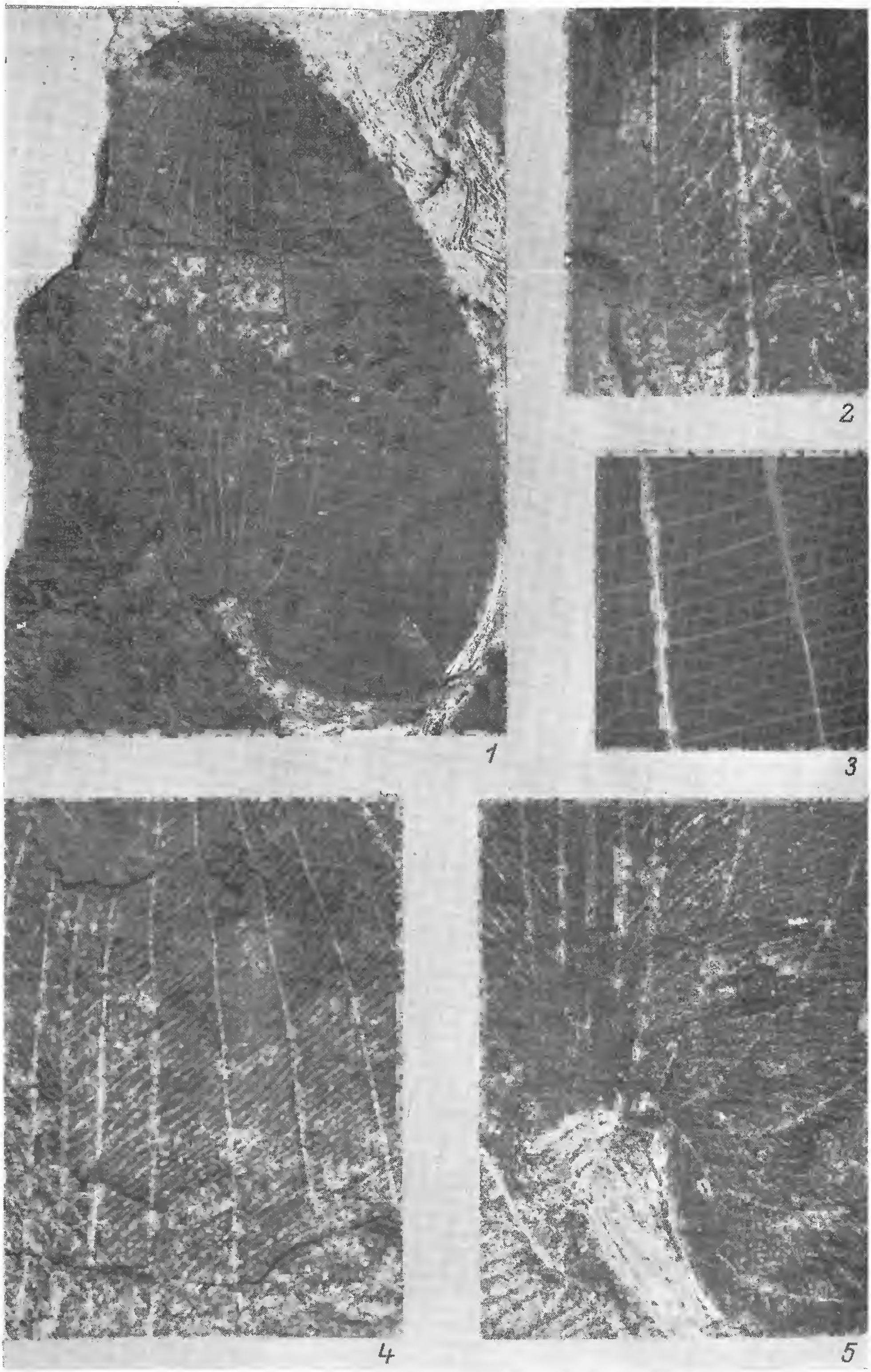


Таблица I.

1 — *Haemanthophyllum cordatum*, голотип, обр. № 101, кол. БИН № 967; *2* — *H. cordatum*, детали третичного жилкования, ×4; *3* — *Aponogeton desertorum*, жилкование листа, ×4; *4* — *Haemanthophyllum cordatum*, обр. № 101, ×3, средняя часть листа; *5* — *H. cordatum*, обр. № 101, ×3, основание листа.

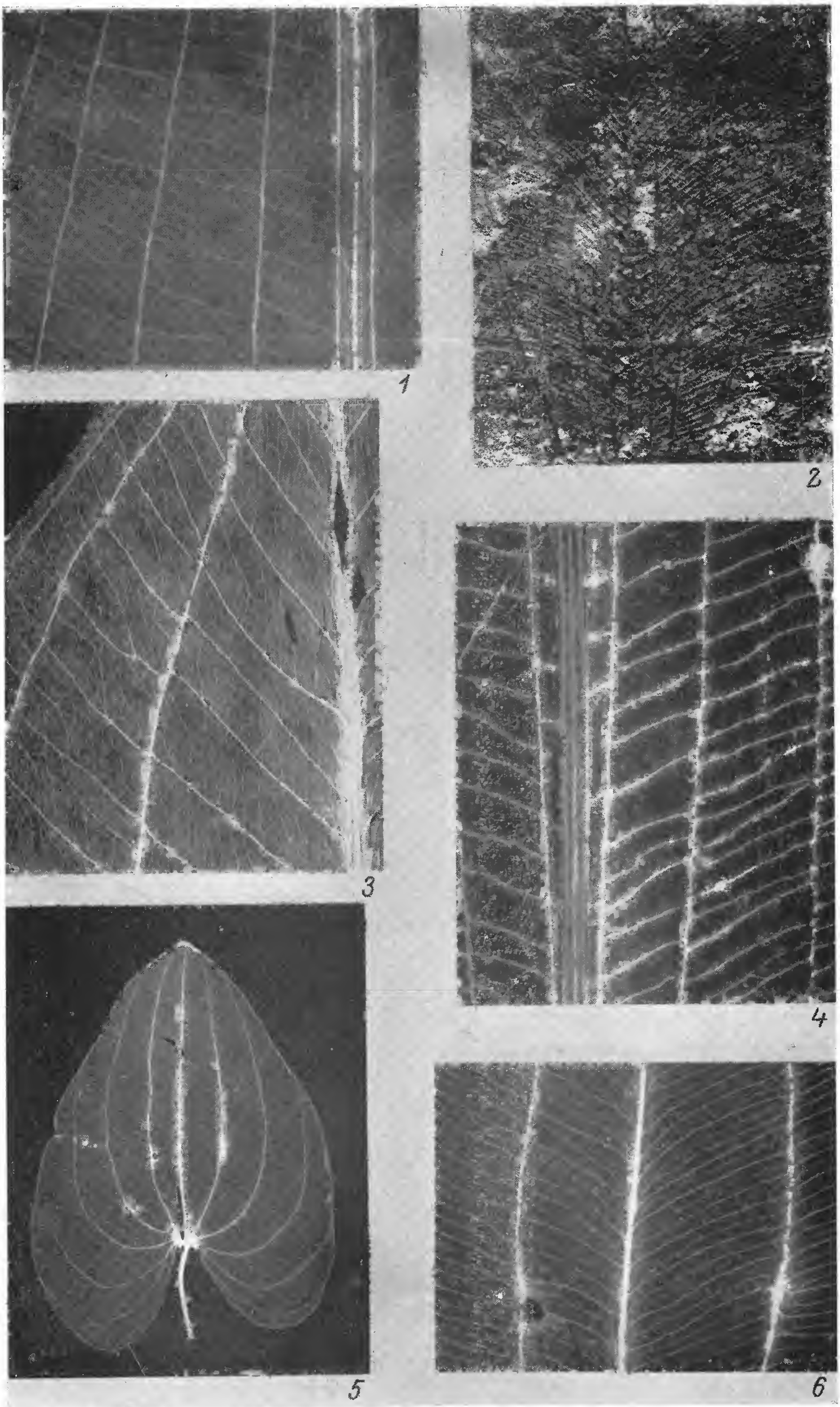


Таблица II.

1— лист *Aponogeton leptostachyum*, ×4; *2* — *Haemanthophyllum cordatum*, средняя часть листа, ×2.5; *3* — *Alisma plantago-aquatica*, ×3; *4* — *Haemanthus katherinae*, ×2.5; *5* — *Caldesia parnassifolia*, ×3; *6* — *C. parnassifolia*, ×12, средняя часть листа.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 8, 1009—1160